Aus den Zoologischen Instituten der Technischen Hochschule Stuttgart
und der Universität Tübingen.

Über
Eireifung und Eiablage bei Copepoden

Inaugural-Dissertation

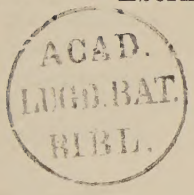
zur Erlangung der Doktorwürde

einer

hohen naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen



vorgelegt von

Hermann Matscheck

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1910

Von der Fakultät angenommen am 2. August 1909

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung . . . . . 37—38
Spezieller Teil 38
Material . . . . . 38—39
Methode . . . . . 40—41
Bau von Ovar und Ovidukt . . . . . 41—45
Dotterbildung . . . . . 45—47
Zur Kenntnis der Eiablage von *Heterocope* . . . . . 47—50
Kerngeschichtliche Verhältnisse 50
Terminologie . . . . . 50—52
Biseriale Anordnung . . . . . 52—58
Vermehrungsperiode . . . . . 58—61
Reifungsperiode 61
Synapsis . . . . . 62—64
Frühe und späte Diakinese . . . . . 64—82
Reifungsteilungen . . . . . 82—94
Allgemeiner Teil 94
Die Synapsis . . . . . 94—97
Die Reduktionsfrage . . . . . 97—99
Das Keimbläschen . . . . . 99—106
Die Reifungsteilungen . . . . . 106—107
Spezifische Chromosomenzahlen, Heterochromosomen, Chromosomenformen und Nucleolen . . . . . 107—111

Digitized by the Internet Archive
in 2026

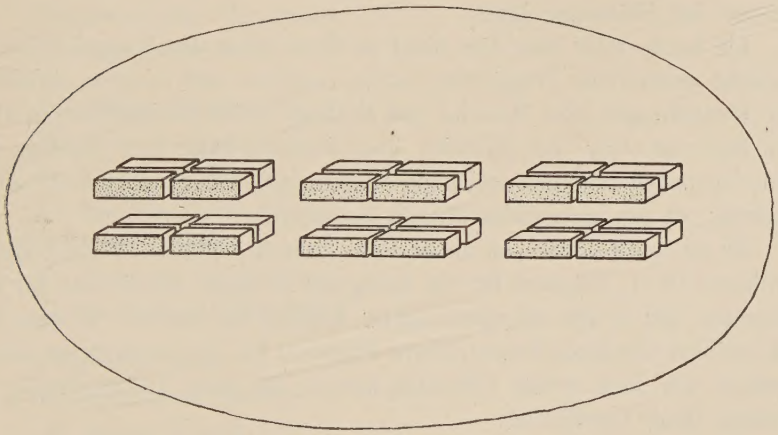
https://archive.org/details/IA41552713_0034

Einleitung.

Durch die Arbeit von LERAT (1905) ist die Frage nach der Entstehung der Vierergruppen und nach dem Verlauf der Reifungsteilungen bei den Copepoden von neuem aufgerollt worden.

RÜCKERT, HÄCKER, VOM RATH hatten in einer Reihe von Untersuchungen festgestellt, daß die Chromosomen der Reifungsperiode in der Oogenese bei den Copepoden großenteils die Form von »Vierergruppen« haben, und waren zu der Ansicht gelangt, daß die Reifungsteilungen nach dem Typus der Prääquation—Postreduktion verlaufen. Dagegen stellt LERAT (1905) das Vorkommen »echter Tetraden« (GRÉGOIRE) bei der Oo-

Textfig. 1.



Biseriale Anordnung. Schematisch.

genese der Copepoden gänzlich in Abrede und läßt die Reifungsteilungen nach dem »hetero-homöotypischen Schema« vor sich gehen (Präreduktion-Postäquation).

Nun hat aber BRAUN (1907) gezeigt, daß ebenso wie bei *Cyclops viridis* (*brevicornis*) (HÄCKER 1895, 1902) auch bei einer großen Reihe von andern Cyclopiden die Chromosomen während der »biserialen Anordnung« — d. i. in derjenigen Phase der ersten Reifungsteilung, während welcher die Eier aus dem Ovidukt austreten, — längsgespaltene, quergekerbte Stäbchen sind, die sich in zwei Ebenen paarweise gegenüberliegen. (Textfig. 1). So war also ein Teil der Resultate der erstgenannten Forscher aufs neue bestätigt worden, und es galt also, die Widersprüche zwischen ihnen und LERAT vollends auszugleichen.

Von den Untersuchungen Brauns ausgehend habe ich daher zunächst versucht, durch Heranziehung andrer Copepodengruppen, nämlich der Centropagiden und Harpacticiden, unsre Kenntnisse der »biserialen Anordnung« zu erweitern und zu zeigen, in wieweit die bei Centropagiden und Harpacticiden auftretenden Bilder mit denen von *Cyclops* sich vereinigen lassen.

Es lag dann nahe, diese vergleichende Untersuchung nicht auf die »biseriale Anordnung« zu beschränken, sondern sie sowohl auf die Vorgeschichte dieser charakteristischen Phase als auch auf die Reifungsteilungen auszudehnen, so daß ich nach und nach mit der ganzen Oogenese bekannt wurde.

Bei Gelegenheit dieser Untersuchungen ergaben sich endlich auch neue Beobachtungen über die Eiablage einiger seltener Copepoden, besonders der *Heterocope*-Arten.

Ich werde mich aber hier nicht an diese durch den Gang der Untersuchung geschaffene Disposition halten, sondern nach einigen einleitenden Bemerkungen über Material und Methode meine Beobachtungen über den Bau von Ovar und Ovidukt, über Dotterbildung und Eiablage bei den Copepoden mitteilen und dann zum Hauptgegenstand meiner Untersuchung, zu den kerngeschichtlichen Verhältnissen, übergehen.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. V. Häcker, für die Anregung zu dieser Arbeit und für das Interesse, das er ihr entgegenbrachte, herzlich zu danken. Ebenso bin ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Blochmann, in dessen Institut ich diese Arbeit vollenden konnte, für seine Unterstützung zu großem Dank verpflichtet.

Spezieller Teil.

Material.

Ich habe so viele Copepodenspezies untersucht, als ich überhaupt bekommen konnte. Es sind Vertreter der Genera *Cyclops*, *Canthocamptus*, *Diaptomus* und *Heterocope* darunter, nämlich

Cyclops Müller.
C. fuscus Jurine.
C. albidus Jurine.
C. fuscus var. *distinctus* Richard (Bastard? *fuscus-albidus*).
C. serrulatus Fischer.

C. prasinus Fischer.
C. affinis Sars.
C. phaleratus Koch.

C. strenuus Fischer.
C. insignis Claus.
C. Leuckarti Claus.
C. Dybowskii Lande.
C. bicuspidatus Claus.
C. bicuspidatus var. *odessana* Schmankewitsch.
C. vernalis Fischer.
C. viridis Jurine.
C. gracilis Lilljeborg.

Canthocamptus Westwood.
C. staphylinus Jurine.

Diaptomus Westwood.
D. castor Jurine.
D. salinus v. Daday.
D. coeruleus Fischer.
D. gracilis Sars.
D. laciniatus Lilljeborg.
D. denticornis Wierzejski.

Heterocope Sars.
H. weismanni Imhof.
H. saliens Lilljeborg.

Sämtliche Copepoden wurden nach Schmeil (1892—1896) bestimmt, und auch in der Nomenklatur habe ich mich an ihn gehalten.

Die Beschaffung des Materials machte nur Schwierigkeiten, wo es sich um die selteneren Formen handelte. Dank der Unterstützung von Herrn Prof. V. Häcker und von Herrn Prof. Klunzinger war es mir möglich, auch weiter entlegene Örtlichkeiten aufzusuchen. So fischte ich *Heterocope weismanni* im Bodensee, *Heterocope saliens*, *Diaptomus denticornis* und *Diaptomus laciniatus* im Titisee im badischen Schwarzwald und z. T. auch in dem in der Nähe des Titisees gelegenen Feldsee. Die weitaus größte Zahl der angeführten Formen fand ich in Altwassern des Neckars in der Nähe meines Wohnortes (Eßlingen). Gut konserviertes Material von *Diaptomus salinus* aus dem Ritom-See in Graubünden verdanke ich der Freundlichkeit von Frl. stud. rer. nat. O. Krimmel.

Methode.

Fang der Tiere.

In größern Gewässern (Bodensee, Titisee, Feldsee) wurden die Tiere vom Kahn aus mit dem Planktonnetz gefischt. Für kleine Gewässer (Tümpel, Altwasser) genügte in den meisten Fällen ein kleines Gazenetz mit langem Stiel. Nach flüchtiger Durchmusterung wurde dann gewöhnlich der ganze Fang in Blechkannen nach Hause gebracht, daselbst bestimmt, ausgelesen und konserviert.

Handelte es sich aber darum, die Stadien der Richtungskörperbildung und die ersten Furchungsstadien zu bekommen, so wurde anders verfahren, denn man findet diese Stadien nur in ganz frisch abgelegten Eiern (s. auch S. 52). Es mußte zuerst ein Tümpel gefunden werden, in welchem die Spezies, deren Eiablage gerade gewünscht wurde, in möglichst großer Individuenzahl vorkam. Sodann wurde die betreffende Örtlichkeit unter steter Kontrolle gehalten, bis die Tiere anfingen, zur Eiablage zu schreiten. Bringt man nun eine möglichst große Menge solcher Tiere nach Hause und verteilt dort die ♀♀, welche dunkle, prall mit Eiern gefüllte Ovidukte haben, auf mit Pflanzen (Algen, Elodea usw.) besetzte flache, weiße Schalen, so kann man bald die Eiablage beobachten. Nur dürfen die Tiere durch den Transport, Temperatur- und Wasserwechsel nicht gelitten haben. In günstigen Fällen konnte ich an solchem Material bis zu 100 Ablagen im Verlauf weniger Stunden beobachten und konservieren.

Ich habe dieses Verfahren, dessen wichtigste Züge Häcker schon 1899 S. 81ff. angegeben hat, mit Absicht ausführlich geschildert, denn mit seiner Hilfe ist es möglich, alle Stadien der Richtungskörperbildung zu erhalten. Auch die Aneinanderreihung der Stadien ist eine unbedingt sichere, denn man kann die einzelnen Tiere, deren Eiablage man beobachtete, in ganz bestimmten Zeitintervallen konservieren. Auf diese Weise ist es auch möglich, genaue Zeitangaben über die Dauer der einzelnen Phasen der Reifungsteilungen zu machen.

Man darf aber die Tiere nicht lange gefangenhalten, da sonst die Eiablagen abnorme Verhältnisse zeigen können.

Konservierung.

Zum Konservieren wurde eine Reihe der gebräuchlichsten Fixierungsflüssigkeiten benutzt.

Hermannsche, Flemmingsche, vom Rathsche Flüssigkeit ergaben gleiche Resultate. Die meisten Stadien wurden durch diese Agentien gut

fixiert. Im Keimbläschenstadium verschwanden aber bei dieser Behandlung die feineren Einzelheiten vollständig. Der Kern erscheint völlig homogen und glasig. Wie Flemming (1895) den Ausführungen von Rawitz (1895) gegenüber betont, handelt es sich bei dieser Erscheinung aber nicht um eine durch die Osmiumsäure verursachte »Zertrümmerung« des Kerngerüsts, sondern der Kernsaft (Grundsubstanz) erhält durch die Osmiumsäure einen gleichen oder ähnlichen Brechungsindex wie das Kerngerüst. Störend ist bei allen drei Konservierungsflüssigkeiten, daß das Kernplasma sehr dunkel wird. Behandlung der Objekte mit H_2O_2 zur Behebung der Schwärzung hatte wenig Erfolg.

Sodann wurden hauptsächlich Sublimatgemische verwendet. Ein Sublimat-Alkohol-Gemisch, wie es Häcker (1892) angegeben hat, erwies sich als allen andern Sublimatgemischen, namentlich den Sublimat-Säure-Gemischen, überlegen. Insbesondere kamen die Keimbläschenstrukturen vorzüglich zum Vorschein.

Färbung.

Kleinere Tiere und Eier wurden, um sie bei der nachfolgenden Behandlung nicht zu verlieren und um sie im Paraffin besser orientieren zu können, mit Alaunkarmin oder Boraxkarmin vorgefärbt. Die 5—15 μ dicken Paraffinschnitte wurden mit Böhmerschem und Delafieldschem Hämatoxylin gefärbt und zur Verstärkung der Färbung manchmal noch mit Safranin, Methylgrün, Jodgrün, Bismarckbraun nachgefärbt. Sehr gute Färbungen ergaben sich bei Durchfärbung mit Bismarckbraun und Schnittfärbung mit Hämatoxylin nach Böhmer und Delafield.

Andre Färbungen, wie z. B. Heidenhainsches Eisenhämatoxylin, wurden nur gelegentlich angewendet.

Bau von Ovar und Ovidukt.

Angaben über den Bau von Ovar und Ovidukt bei solchen Copepoden, mit denen sich auch diese Arbeit befaßt, haben Häcker (1895) und Lerat (1905) gemacht.

Das »blinde Ende« des Ovars von *Canthocamptus staphylinus* ist nach der Darstellung Häckers (1895, Taf. XIV, Fig. 2) zweizipflig. Es erstreckt sich von hinten vom Ende des ersten Cephalothoraxsegments bis nach vorn in die Nähe des oberen Schlundganglions, wo jederseits ein unverästelter Oviduktast abgeht. Jeder Zipfel des Ovars enthält ein Keimpolster, kleine chromatinreiche Kerne, von denen sich wohl die Oogonien herleiten lassen.

Lerat (1905, Taf. I, Fig, 1) fand, daß das »blinde Ende« des Ovars von *Cyclops strenuus* unpaar ist und von einer durch besondere Größe und Chromatinreichtum ausgezeichneten Zelle eingenommen wird, die er »Apikalzelle« nennt. Lerat ist geneigt, von dieser Zelle die Oogonien herzuleiten.

Bei der großen Menge des Materials, das mir zur Verfügung stand, hatte ich hinreichend Gelegenheit, vergleichende Beobachtungen über den Bau von Ovar und Ovidukt zu machen. Das Ovarium liegt bei allen untersuchten Copepoden als ein paariger, zweiteiliger, zweizipfliger oder unpaariger, blindgeschlossener Sack median zwischen Darm und dorsaler Körperwand. Seine Länge ist bei den einzelnen Copepodenarten verschieden und hängt auch vom Füllungsgrad ab.

Die Stelle, wo die beiden Oviduktäste vom Ovar abgehen, lag bei allen untersuchten Copepoden eine kurze Strecke hinter dem oberen Schlundganglion. Dagegen kann das »blinde Ende« des Ovariums verschieden weit nach hinten verlagert sein. Einen ganz extremen Fall stellt *Cyclops phaleratus* dar. Das Ovar reicht bei ihm bis an das Abdomen, ist also außerordentlich lang. Die kleineren Cyclopiden, *C. gracilis*, *C. prasinus*, *C. serrulatus* u. a. nähern sich in der Länge des Ovariums mehr den Verhältnissen von *Canthocamptus* (s. oben S. 41). Die großen Cyclopiden, sowie *Diaptomus* und *Heterocope* nehmen eine vermittelnde Stellung ein.

Mehr konstant ist die allgemeine Form des Ovars, wenn man von den durch verschiedene Füllungszustände bedingten Veränderungen absieht. So ist das Ovar ein unpaarer Sack bei *Heterocope*, *Diaptomus* sowie bei einer großen Gruppe von Cyclopiden, nämlich bei *C. strenuus*, *C. insignis*, *C. Dybowskii*, *C. bicuspidatus*, *C. Leuckarti*, *C. vernalis*, *C. viridis* *C. gracilis*, *C. diaphanus*. Dies sind, wie leicht ersichtlich, die Cyclopiden, welche Vosseler (1866) und Schmeil (1892, S. 35—37) unter ihrer ersten Hauptgruppe zusammengefaßt haben.

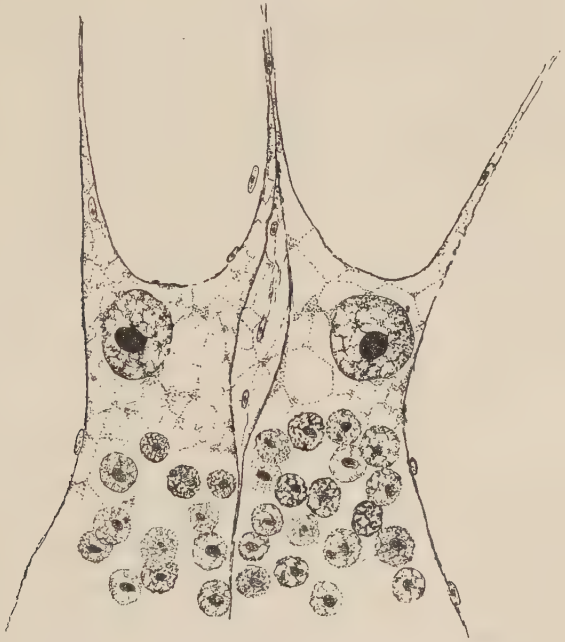
Zweiteilig bis paarig ist das Ovar bei den Cyclopiden, welche Vosseler und Schmeil (1892, S. 35—37) in ihrer zweiten Hauptgruppe unterbrachten, nämlich bei *C. fuscus*, *C. albidus*, *C. fuscus* var. *distinctus*, *C. serrulatus*, *C. prasinus*, *C. phaleratus*, *C. affinis*.

Es ist vielleicht von systematischem Interesse, daß diese von mir vorgenommene Teilung der Cyclopiden in zwei durch das verschiedene Verhalten des Ovars (paarige Anlage — unpaarige Anlage) wohlcharakterisierte Gruppen sich genau mit der von Vosseler und Schmeil (1892, S. 35—37) auf Grund von äußeren morphologischen Merkmalen durchgeführten Zweiteilung deckt und andrerseits auch mit der von Braun

(dieses Archiv, 1909) auf Grund keimzellengeschichtlicher Beobachtungen aufgestellten Verwandtschaftstabelle gut übereinstimmt.

Das »blinde Ende« des Ovariums ist bei den von mir untersuchten Copepoden nicht geradegestreckt, sondern dorsalwärts umgebogen, bei *Cyclops* und *Canthocamptus* mehr, bei *Diaptomus* und *Heterocope* weniger. Das umgebogene Ende ist mit kleinen, chromatinreichen Kernen angefüllt, die wohl mit dem »Keimpolster« Häckers (1895) identisch sind.

Textfig. 2.



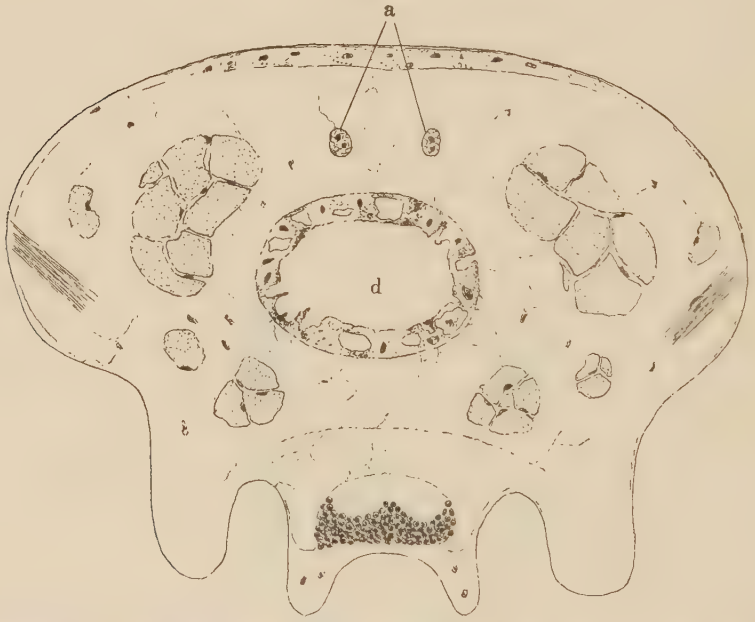
Apikalzellen von *Cyclops fuscus* am Ende des zweigeteilten Ovars.

Zuletzt seien noch einige den Bau des Ovars betreffende Befunde erwähnt, denen aber keine allgemeine Bedeutung zukommt und die z. T. schon in das kerngeschichtliche Gebiet überleiten. So fand ich in einem Fall am Ende des Ovars eines erwachsenen *Cyclops phaleratus* einen Kern bzw. eine Zelle, die dem Ovarende kappenförmig auflag (Fig. 32). Der Kern, der sich offenbar in einer vorbereitenden Teilungsphase befand, zeichnete sich durch seine Größe vor den folgenden Kernen des Keimpolsters aus. Es handelt sich hier, wie bei der oben erwähnten »Apikalzelle« von Lerat, vielleicht nur um eine Zelle des Keimpolsters, die sich

zur Teilung anschickt und infolge ihrer Größe über ihre Genossinnen hervorragt.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei jungen Exemplaren von *Cyclops fuscus*, *Cyclops albidus* und *Cyclops fuscus* var. *distinctus*, wo ich das Ende eines jeden Ovarschenkels stets von einem großen, chromatinreichen Kern eingenommen fand, der in einem gewissen Abstand von den folgenden kleinen Kernen der Keimzone liegt (Textfig. 2 u. 3). Bei alten

Textfig. 3.



Querschnitt durch einen jungen *Cyclops fuscus*. Links und rechts über dem Darm (*d*) sind die beiden Apikalzellen (*a*) getroffen.

Exemplaren der genannten Species war von diesen Kernen bzw. Zellen, die ja auch den Namen Apikalzellen verdienen, nichts mehr zu finden.

Meiner Meinung nach läßt dieses Vorkommen zwei Deutungen zu. Entweder lassen diese beiden Kerne durch Teilung die Kerne der Keimzone aus sich entstehen, sie wären also Elemente der »Keimbahn«, oder aber gehören sie zu den mesodermalen Gewebselementen, welche die äußere Hülle des Ovars bilden und mit der »Keimbahn« nichts zu tun haben. Ich möchte mich für die zweite Deutung entscheiden. Zu ihrem Gunsten scheint mir zu sprechen, daß die »Apikalzellen« immer sehr weit von den Kernen des Keimpolsters entfernt sind, daß ich niemals eine solche Zelle

in Teilung gefunden habe und daß sie sich in ihrem Aussehen und in ihrer Größe von Kernen, die sicher jugendlichem mesodermalen Gewebe angehören, nur durch ihre genau fixierte Lage am Ende des Ovarschenkels unterscheiden.

Die beiden Oviduktschenkel gehen bekanntlich bei den Copepoden an der breitesten Stelle des Ovars in der Nähe des oberen Schlundganglions ab und ziehen nach hinten zu den Geschlechtsöffnungen. Werden viele Eier gebildet, so sind die Oviduktschenkel mannigfach ausgesackt (*Diaptomus castor* z. B.), werden aber nur wenige Eier produziert, so sind die Oviduktschenkel einfache Schläuche (*Canthocamptus staphylinus* z. B.). Der hintere Teil der Ovidukte, die Endabschnitte, haben drüsige Wandungen und liefern das Sekret zur Bildung der Eisäcke. Daß auch das Receptaculum seminis bei den Cyclopiden als »Kittdrüse« funktioniert, wie Claus (1893) den Angaben Grubers (1878, 1879) gegenüber behauptet, ist meinen Beobachtungen nach nicht wahrscheinlich.

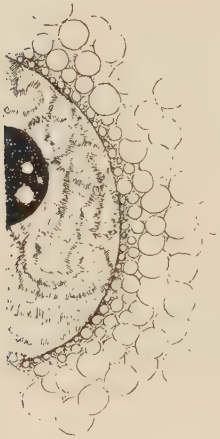
Dotterbildung.

Die Oogonien sowie die Oocyten der Synapsis und der frühen Wachstumsperiode haben meist keine deutlichen Zellgrenzen, sondern bilden eine Art von Syncytium. (vgl. Häcker, 1895, S. 205). Erst beim Übertritt der Oocyten in die Ovidukte umgibt sich jeder Kern mit einem entsprechenden Plasmaterritorium.

Das Zellplasma der Oogonien und der Oocyten der Synapsis ist ganz homogen und färbt sich nur schwach mit Hämatoxylin, Safranin usw. Dies ändert sich bald nach dem Beginn der Wachstumsperiode. Jetzt ist das Plasma durch eine Menge feiner Granula getrübt und färbt sich immer intensiver mit Hämatoxylin, Safranin usw. Da bei meinem Objekte keine bestimmten Beobachtungen gemacht werden konnten, die auf ein Austreten von Kernsubstanzen in das Plasma hinweisen, so ist die Herkunft dieser Granula in Dunkel gehüllt. Die Dunkelfärbung des Plasmas, die möglicherweise nur auf einer Tinktion der kleinsten Granula beruht, hat in der Mitte des Ovars ihren Höhepunkt erreicht. Nunmehr beginnen die feinen Körnchen zu wachsen, und man sieht, daß es kleine, mit hellem Inhalt gefüllte Bläschen sind. Je mehr diese Bläschen, die späteren Dotterbläschen, an Zahl und Größe zunehmen, desto mehr entfärbt sich auch das Plasma. Das stärkste Wachstum der Dotterbläschen beginnt in den meisten Fällen erst, wenn die Oocyten in die Ovidukte übertreten, also wenn sich um die einzelnen Kerne gesonderte Plasmaterritorien abgrenzen. Deshalb sind auch Häcker (1895b) und Lerat (1905) zu dem Schluß ge-

kommen, daß die Dotterbildung plötzlich und unvermittelt einsetzt, wenn die Oocyten in die Ovidukte eingetreten sind und in die Nähe der Mitteldarmwand gelangen. Es unterliegt auch für mich keinem Zweifel, daß die unmittelbare Nähe der nahrungspendenden Quelle den Verlauf der Dotterbildung beschleunigt, aber die einleitenden Phasen liegen weiter zurück. Zuerst traten als Vorstufen der Dotterkörner feinste Granula bzw. winzige Dotterbläschen auf. Aus diesen gehen dann durch Wachstum die Dotterkörner hervor. Zu ähnlichen Resultaten sind bei andern

Textfig. 4.



Textfig. 5.

Fig. 4. Dotterbildung in der Plasmazone, die das Keimbläschen umgibt. *Diaptomus salinus.*
Fig. 5. Dotterbildung in der Plasmazone, die die Oberfläche des Eis bildet. Zwei aneinanderstoßende Ovidukteier von *Diaptomus salinus.*

Objekten neuerdings Bluntschli (1904), van der Stricht (1904—1907), D'Hollander (1904), Lams (1907), Popoff (1907a) gekommen.

Bald nach dem Übertritt in die Ovidukte und längere Zeit vor der Eiablage hat bei den meisten Copepoden das Wachstum der Dotterkörner sein Ende erreicht. Sie sind in so dichten Mengen vorhanden, daß das Eisplasma nur noch in Form dünner Wände und kleiner Zwickel zwischen ihnen zu Tage tritt. Nur im unmittelbaren Umkreis des Kerns und an der ganzen Außenfläche des Eis ist noch eine stärkere Anhäufung von Plasma zu bemerken. Hier schießen auch noch ständig neue Dotterbläschen an, auch wenn die Hauptdotterbildung längst zum Abschluß gekommen ist (Textfig. 4 u. 5).

Ein dritter Dotterbildungsherd ist zu bemerken, wenn das Keimbläschen sich auflöst, die »biseriale Anordnung« sich bildet und das »se-

kundäre« Keimbläschen in die Höhe steigt. Je auffallender der Größenunterschied zwischen dem sich auflösenden »primären« Keimbläschen und dem neu sich bildenden »sekundären« Keimbläschen ist, also je mehr »Kernsaft« bei der Auflösung sich mit dem spärlichen Zellplasma mischt, desto deutlicher ist dann der in Frage stehende Prozeß. Besonders schön konnte der betreffende Vorgang bei *Diaptomus salinus* beobachtet werden, und zwar konnte ich im einzelnen folgendes feststellen: Nachdem die Kernmembran des »primären« Keimbläschens (Fig. 65) sich aufgelöst hat, ist eine große Plasmainsel entstanden, in deren Mitte die Chromosomen gelagert sind (Fig. 66; vgl. auch Fig. 40). Inmitten dieses Raumes bildet sich das »sekundäre« Keimbläschen (Fig. 57) und steigt an die Eioberfläche (Fig. 67). Hinter sich läßt es eine breite Plasmastraße, in der sich stark färbbare Brocken, die Reste des zerfallenen Nucleolus, befinden. In den peripheren Teilen dieser Plasmastraße treten kleine Dotterkörnchen und -bläschen auf, ähnlich wie in den ersten Phasen der Hauptdotterbildung und später im nächsten Umkreis des Kerns und in den peripheren Teilen des Eiplasmas. Ich möchte glauben, daß es sich hier um einen nachträglichen, von dem Kernsaft des »primären« Keimbläschens ausgehenden Dotterbildungsprozeß und nicht etwa um eine Auflösung oder Zertrümmerung der großen Dotterschollen handelt.

Zur Kenntnis der Eiablage von Heterocope.

Nach Schmeil (1896) kommen in Deutschland drei *Heterocope*-Spezies vor: *Heterocope weismanni*, *saliens*, *appendiculata*. Über den Vorgang der Eiablage und über die Embryonalentwicklung dieser seltenen Formen ist nichts Sicheres bekannt. Sars[1]) sah aus der Genitalöffnung eines ♀, das er unter dem Deckglas mit dem Mikroskop beobachtete, Eier austreten, die sich zu einem kleinen Ballen vereinigten, der aber durch die gewaltsamen Bewegungen des Tieres wieder zerstört wurde. Schmeil möchte daraus schließen, daß die *Heterocope*-Spezies während des Schwimmens tatsächlich Eiballen bilden, wie andere Centropagiden. Wolf (1905) hat bei *Heterocope weismanni*, die er abends isolierte, am andern Morgen auf dem Boden des Gefäßes einzelne Eier gefunden. Er glaubt deshalb, daß *Heterocope weismanni* die Eier einzeln ablegt. Gräter (1903) und Scheffelt (1908), welche unter anderm auch die Eiablage von *Heterocope* kurz erwähnen, haben eine Eiablage von *Heterocope* wohl

[1]) Aus Schmeil (1896) entnommen, da mir die Arbeit von Sars nicht zugänglich war.

nicht beobachtet. Scheffelt (1908, S. 126) sagt allerdings: »Die Eier werden jedenfalls einzeln abgelegt und vereinigen sich nie zu Eisäcken.«

Ich habe nun versucht, über diese Verhältnisse einige Klarheit zu schaffen.

Heterocope weismanni wurde am Bodensee, *Heterocope saliens* am Titisee im badischen Schwarzwald und eine Lokalvarietät von *Heterocope saliens*[1]) an dem etwa 3 Stunden entfernten Feldsee beobachtet. Über die dabei angewandte Technik vgl. S. 40[2]).

Die Lebensweise von *Heterocope weismanni* ist schon von mehreren Seiten untersucht worden (Weismann 1876, Gruber 1878 u. a.). Sie erscheint, wie auch meine Beobachtungen ergeben haben, im Juli und August und verschwindet im Dezember und Januar vollständig. Bei Tag hält sie sich in größerer Tiefe auf, so daß man sie erst in Planktonfängen von 15—20 m Tiefe häufiger findet. Nachts steigt sie zur Wasseroberfläche empor. Ich habe deshalb immer nachts 11—1^{h} gefischt, und zwar jenseits der »Halde« bei Friedrichshafen, also im tiefen Wasser.

Heterocope saliens untersuchte ich am Titisee im badischen Schwarzwald. Sie tritt hier, wie schon Häcker (1901) beobachtete, vom Juni bis November auf. Ganz im Gegensatz zu *Heterocope weismanni* findet man sie bei Sonnenschein und ruhigem Wasser in den oberflächlichen Schichten des Wassers sehr häufig. Gegen den Nachmittag nimmt die Zahl der Tiere ab, und mit Einbruch der Dunkelheit verschwindet *Heterocope saliens* von der Wasseroberfläche, um jedenfalls in tiefere Schichten hinabzusteigen. Schon bei Tageseinbruch findet man wieder Heterocopen an der Oberfläche, bis ihre Zahl in den späten Vormittagsstunden ihr Maximum erreicht. Über die Ursache der vertikalen Wanderungen kann ich keine Angaben machen. Jedenfalls ist die *Heterocope saliens* des Titisees nicht empfindlich gegen zu starke Bestrahlung. Sie pflegte sogar

---

[1]) Die Angabe Gräters (1903) und Scheffelts (1908), daß die *Heterocope* des Feldsees *Heterocope appendiculata* sei, ist irrtümlich. Die Bestimmung nach Schmeil (1896) hat ergeben, daß die *Heterocope* des Titi- und Feldsees *Heterocope saliens* ist. Gewisser Eigentümlichkeiten wegen, geringere Größe, andre Färbung, Eiablage (vgl. S. 24), möchte ich die *Heterocope* des Feldsees als eine Lokalvarietät von *Heterocope saliens* (*H. s. Hercyniae*) bezeichnen.

[2]) Ich habe auch lebende Heterocopen nach Hause bringen und dort Eiablagen beobachten können, trotzdem die Tiere eine etwa 8 stündige Eisenbahnfahrt ertragen mußten, während es Scheffelt (1908, S. 104) nie gelang, größere Mengen lebender Tiere nach dem nahen Freiburg zu bringen. In einfachen Aquarien habe ich die Tiere über 14 Tage am Leben erhalten können. Leider ist es mir aber nie gelungen, die Vorgänge bei der Kopulation, die auch noch unbekannt sind, zu beobachten.

ebenso wie die Nauplien von *Cyclops strenuus* stets die hellste Ecke des Beobachtungsgefäßes aufzusuchen.

Heftige Regengüsse treiben *Heterocope saliens* in die Tiefe. Die Nachwirkung eines ausgiebigen Regens erstreckte sich auf mehrere Tage.

Eine Lokalvarietät von *Heterocope saliens* (*H. saliens Hercyniae*) fand ich im Feldsee (vgl. S. 48, Anmerkung). Sie findet sich dort von Juli bis November in großer Zahl. An Antennen und Schwimmfüßen ist sie ähnlich wie *Heterocope weismanni* lebhaft blau gefärbt, während die Titisee-Form wie ein *Diaptomus castor* tief braunrot gefärbt ist. Insbesondere schimmern die Ovidukte in tiefbrauner Farbe hindurch. Die Titisee-Form von *Heterocope saliens* ist ziemlich größer als die Feldsee-Form.

In bezug auf die Eiablage dieser Formen konnte ich folgendes unter der Lupe beobachten:

Die zur Eiablage bereiten Tiere liegen unbeweglich am Grund des Gefäßes oder hängen an der Oberfläche des Wassers. Ihre Ovidukte sind mannigfach ausgesackt und prall angefüllt mit Eiern. Dann gerät der dunkle Inhalt der Ovidukte in fließende Bewegung. Wie die Perlen einer Perlenschnur rollen die Eier in ununterbrochenem Strom dahin, um dann nach außen zu gelangen. Wenn keine Störung eintritt, nimmt der Vorgang der Eiablage nicht mehr als eine Minute in Anspruch. Beim Austreten werden die Eier befruchtet. Ich habe bei *Heterocope* wie auch bei den andern Copepoden immer nur ein Spermatosoma in das Ei eindringen sehen, obwohl überzählige Spermatosomen da und dort noch außerhalb der Eier zu finden sind. Bei *Heterocope* sowie bei *Diaptomus* und *Canthocamptus* sind die Spermatosomen rundlich, während sie bei *Cyclops* stäbchen- bis pfriemenförmig sind.

Die Eier fallen bei *Heterocope weismanni* sofort nach dem Austreten einzeln oder in Gruppen zu zwei und drei vereint zu Boden, und zwar werden bei jeder Eiablage vier bis sechs Eier abgelegt. Sie sind sehr klebrig und hängen sich an andre Gegenstände an. Anfangs haben die Eier eine unregelmäßig-ovoide Gestalt, runden sich aber nach und nach ab. Ihre Größe ist im Durchschnitt 0,2 mm. Die ♀ ♀ sind nach der Eiablage ganz durchsichtig und scheinen ziemlich erschöpft zu sein.

Heterocope saliens hat einen andern Modus der Eiablage, und zwar unterscheidet sich die Titisee-Form von der Feldsee-Form. Bei beiden werden sämtliche Eier eines Satzes beim Austreten aus den Ovidukten von einer gallertartigen Masse umhüllt, die von den drüsigen Endabschnitten der Eileiter geliefert wird. Diese Gallerte rundet sich im Wasser ab und quillt beträchtlich auf. Die Gallertkugeln der Titisee-Form haben einen Durchmesser von 2—3 mm, die der Feldsee-Form einen solchen von etwa

1 mm. Die Gallerte ist anfänglich sehr klebrig und umgibt sich mit einem Hof von allerlei Schmutzteilchen. Infolge dieser Klebrigkeit kommt es auch vor, daß die Gallertkugel nicht sofort zu Boden fällt, sondern einige Minuten an den Borsten der Furka hängenbleibt. Nie habe ich gesehen, daß ein solcher Eiballen an der Geschlechtsöffnung selbst hängengeblieben wäre.

Bei der Titisee-Form von *Heterocope saliens* ist die Eizahl schwankend, bei der Feldsee-Form nahezu konstant. Erstere legt 10—26 Eier von 0,17 mm Durchmesser auf einmal ab, letztere nur zehn bis zwölf Eier von 0,18 mm Durchmesser. Auch hier sind die Eier anfangs ovoid, runden sich aber bald ab. Der Kern (das »sekundäre« Keimbläschen) hebt sich als heller Fleck deutlich von der dunkleren Dottermasse ab, und man kann unter dem Mikroskop die Bildung der Richtungskörper und die Furchung sehr schön verfolgen. Wie bei *Canthocamptus* nimmt auch bei *Heterocope* die Richtungskörperbildung längere Zeit in Anspruch (etwa 4 Stunden) als bei *Diaptomus* und *Cyclops* (etwa 1 Stunde). Die Entwicklung des Eis scheint mit der Bildung eines Dauerstadiums, wie es Häcker (1901) für *Diaptomus denticornis* beschrieben hat, abzuschließen.

Das feine Plasmahäutchen, welches gleich nach der Eiablage das Ei umschließt, hat sich inzwischen erhärtet und zu einer dicken geschichteten Hülle umgewandelt, welche nach innen kontinuierlich in die Dotter- und Plasmamassen des Eis übergeht und den Konservierungsflüssigkeiten sowie auch dem Mikrotommesser großen Widerstand entgegensetzt. Selbst bei Anwendung von heißem Sublimat-Alkohol läßt das charakteristische Zeichen der vollzogenen Konservierung, der charakteristische Farbenumschlag des Eis von Dunkelblau oder Dunkelbraun in Rot, einige Zeit auf sich warten, lauter Zeichen für die Dichte der Eimembran. Das Ei ist also wohl imstande, längere Zeit im Wasser zu flottieren oder am Grund des Sees zu liegen, ohne daß es Schaden leidet. Ob die gemeinsame Gallerthülle den Eiern von *Heterocope saliens* längere Zeit Schutz gewährt, halte ich für zweifelhaft. Ich konnte nämlich bemerken, daß schon nach 1—2 Tagen die Gallerthülle sich lockert oder gar zerfließt, so daß die Eier herausfallen und wie die Eier von *Heterocope weismanni* nun auf den Schutz angewiesen sind, welchen ihnen ihre dichte Eimembran gewährt.

Kerngeschichtliche Verhältnisse.

Terminologie.

Seit den grundlegenden Arbeiten von van Beneden, Boveri und O. Hertwig pflegt man die Oogenese einzuteilen in eine Teilungs- oder Vermehrungsperiode, eine Wachstumsperiode und eine Reifungsperiode.

Neuerdings scheint aber das Bestreben dahin zu gehen, Wachstums- und Reifungsperiode unter sich näher zusammenzufassen. So haben Farmer und Moore (1895) für beide Perioden zusammen den Ausdruck »maiosis« vorgeschlagen. A. und E. Schreiner (1907) fassen Wachstums- und Reifungsphase unter dem alten Namen — Reifungsperiode — zusammen.

Auch ich habe mich im Lauf meiner Untersuchungen davon überzeugt, daß es angezeigt ist, Wachstums- und Reifungsphase näher zusammenzufassen. Um die ohnehin sehr verwickelte Nomenklatur nicht um eine neue Bezeichnung zu vermehren, möchte ich wie A. und E. Schreiner für den ganzen Zeitraum von der auf die letzte oogoniale Teilung folgenden Ruheperiode bis zum Abschluß der Reifungsteilungen die Bezeichnung — Reifungsperiode — verwenden. Wie aus meinen späteren Ausführungen hervorgehen wird, sind es aber ganz andre Erwägungen als die des Autorenpaares Schreiner, welche mich dazu bewogen haben.

Demnach wäre die Einteilung der Oogenese folgende:

A. Die Vermehrungsperiode (Teilungszone, Keimzone). Sie umfaßt alle oogonialen Teilungen und schließt mit einem ausgesprochenen Kernruhestadium ab.

B. Die Reifungsperiode. Sie umfaßt das Schicksal der Oocyten von dem auf die letzte oogoniale Teilung folgenden Ruhestadium bis zum Abschluß der zweiten Reifungsteilung und zerfällt in drei Hauptphasen:

I. Die Synapsis[1]), d. h. die Zeit unmittelbar vor, während und nach der bekannten einseitigen Kontraktion des Chromatinknäuels.

II. Die Wachstumsphase.

1. frühe Diakinese. } (Häcker 1897).
2. späte Diakinese }

Zuweilen kann zwischen frühe und späte Diakinese, wo die Chromosomen lose im Kern verteilt sind, eine Art Ruhestadium eingeschoben sein.

Ein vermittelndes Stadium zwischen später Diakinese und den Reifungsteilungen ist

3. Die »biseriale« Anordnung (Häcker 1904). Sie hat den Charakter einer »Bereitschaftsstellung« (Häcker 1904), insofern sie solange andauert, bis die Eier austreten und gleichzeitig befruchtet werden.

[1]) Bezüglich der Anwendung des Ausdrucks Synapsis vgl. Häcker, 1907, S. 72.

III. Die Reifungsteilungen. Sie erfolgen stets, entgegen den Angaben Lerats (vgl. Braun 1907, Matscheck 1909), im abgelegten Ei.

Eine Reihe technischer Ausdrücke wird im Text noch seine Erklärung finden. Ich möchte noch darauf hinweisen, daß ich unter »Chromosom« jede zusammenhängende Chromatinmenge verstehe, die in die Teilung eingeht. Unter »Chromatin« sei lediglich die »färbbare Substanz« gemeint, d. h. der Teil des Kerns, der sich bei Anwendung von Kernfarbstoffen, insbes. Hämatoxylin, intensiv färbt.

Einen ganz sicheren Ausgangspunkt für die vergleichende Betrachtung der Reifungsvorgänge bildet bei den Copepoden die biseriale Anordnung, weshalb ich über diese Phase einige Worte vorausschicken muß.

Biseriale Anordnung.

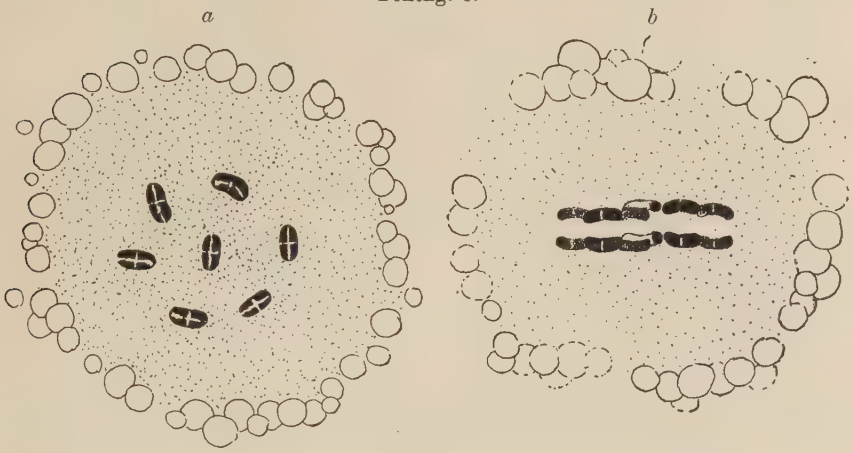
a) Morphologische Verhältnisse der Chromosomen.

Bei der Betrachtung der kerngeschichtlichen Verhältnisse möchte ich von dem Stadium der »biserialen Anordnung« ausgehen. Wie schon S. 37 erwähnt wurde, ist dies jene Phase der ersten Reifungsteilung (Metaphase I), während welcher die Eier aus den Ovidukten austreten und gleichzeitig befruchtet werden.

Der äußere Anblick, den die biseriale Anordnung bei den Copepoden bietet, ist ein sehr verschiedener, wie schon aus den Untersuchungen früherer Autoren hervorgeht. Es sei an die Bilder erinnert, welche Häcker von *Cyclops viridis* gegeben hat (1895c, 1902), an die Beobachtungen Rückerts (1894a) bei einigen Bodenseecopepoden, an die Untersuchungen von vom Rath (1892, 1895) bei marinen Centropagiden, an die von Häcker (1892, 1895b) geschilderten scheinbar ganz abweichenden Befunde bei *Canthocamptus* und an die neueren Beobachtungen von Lerat (1905) und Braun (1907). Wie Häcker (1895c, 1902) bei *Cyclops viridis* gezeigt hat, sind bei den Cyclopiden die Chromosomen der biserialen Anordnung längsgespaltene, quergekerbte Stäbchen, die in zwei Ebenen so angeordnet sind, daß sich je zwei Stäbchen gegenüberstehen, und zwar so, daß der Längsspalt nur in Pol-, nicht aber in Seitenansicht zu sehen ist (Textfig. 1, 6). Häcker hat (1907, S. 111) die Stäbchen selbst Syndeten (vgl. Häcker 1904, S. 200 »Syndesis«), die Stäbchenpaare Syndetenpaare genannt. Letztere habe ich (1909, S. 43) Ditetraden oder auch Doppelstäbchen genannt, und ich will diese Bezeichnung auch hier beibehalten. Im Gegensatz zu *Cyclops* liefern unsre einheimischen Centropagiden andre Bilder. Bei *Diaptomus* haben wir in der biserialen Anordnung kleine vierteilige Ringe in großer Zahl (Fig. 57, 58, 87—90). (Vgl. auch Verh. d. Zool. Ges.

1908, S. 112, Fig. 4—7.) Während *Heterocope saliens* vom Titisee ähnliche Ringe, nur entsprechend größer zeigt, (Fig. 109), haben *Heterocope saliens*

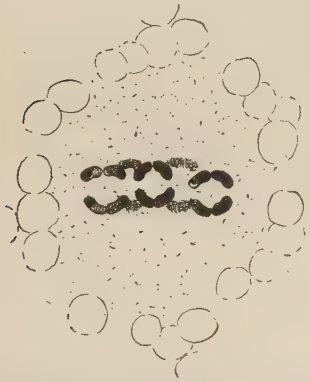
Textfig. 6.



a Biseriale Anordnung von *Cyclops fuscus* von oben. Sieben Ditetraden.
b Biseriale Anordnung von *Cyclops fuscus* von der Seite.

vom Feldsee und *Heterocope weismanni* vom Bodensee Viererkugeln (Textfig. 20), (vgl. Verh. d. Zool. Ges. 1908, S. 112, Fig. 2), die an Bilder erinnern, welche vom Rath (1895) bei marinen Copepoden gefunden hat.

Textfig. 7.



Textfig. 8.

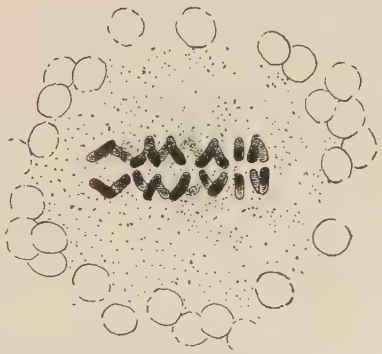


Fig. 7. Biseriale Anordnung von *Cyclops fuscus* var. *distinctus* von der Seite. Einzelstäbchen des Doppelstäbchens (Ditetrade) ringförmig zusammengebogen.
Fig. 8. Biseriale Anordnung von *C. strenuus* von der Seite. Ringähnliche Ditetraden.

Wie lassen sich diese äußerlich so verschiedenen Bilder von *Cyclops*, *Diaptomus* und *Heterocope* miteinander vereinigen?

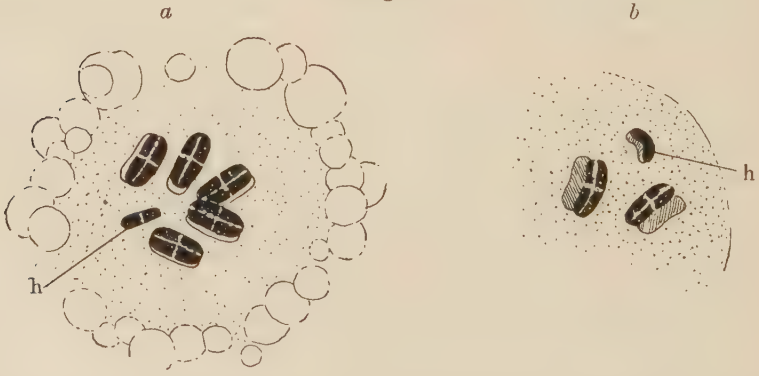
Für die Beantwortung dieser Frage sind einige Funde bei *Cyclops* wichtig. Man findet nämlich neben typischen längsgespaltenen, quergekerbten Doppelstäbchen (s. Fig. 9, 41, Textfig. 6) auch solche, bei welchen

Textfig. 9.

a Biseriale Anordnung von *Cyclops bicuspidatus* von oben. Neun Ditetraden in heterochrone Entwicklung. *b* Biseriale Anordnung von *C. bicuspidatus* von der Seite. Plattenbildung.

die beiden längsgespaltenen Einzelstäbchen eines Doppelstäbchens so gegeneinander gekrümmt sind, daß sie beinahe zu einer Art von Ring zusammenschließen. Auch hier ist der Längsspalt nur in Polansicht, nicht aber in der Seitenansicht zu sehen. Hierher gehört besonders *Cyclops*

Textfig. 10.

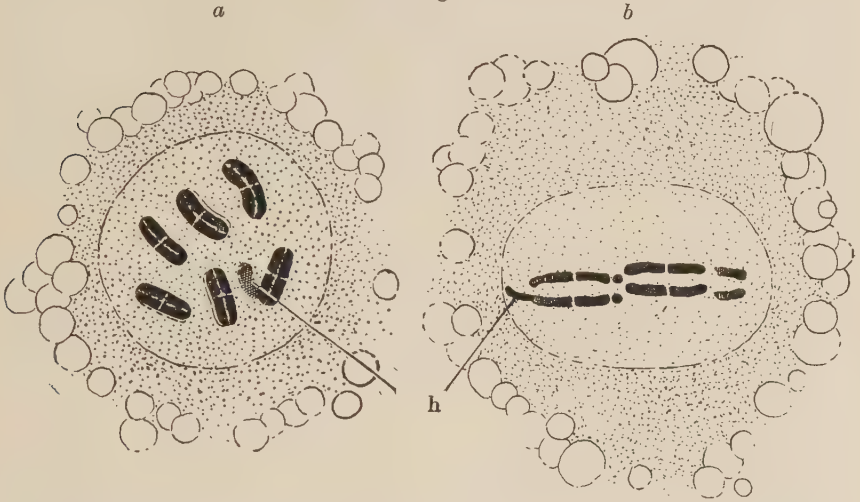


a Biseriale Anordnung von *Cyclops fuscus* var. *distinctus* von oben. Fünf Ditetraden und ein Heterochromosom (*h*). *b* Biseriale Anordnung *C. fuscus* var. *distinctus* halbseitlich. Am Heterochromosom ein Längsspalt sichtbar. Nicht alle Ditetraden gezeichnet.

fuscus var. *distinctus* (Textfig. 7), dann auch *Cyclops strenuus* (Textfig. 8), *Cyclops phaleratus* und *Cyclops affinis*. Andrerseits findet man bei *Diaptomus salinus* in der Diakinese neben Ringen typische Doppelstäbchen

(Fig. 63), und auch in der biserialen Anordnung sind die Chromosomen charakteristische Doppelstäbchen (Fig. 68), die ganz denen von *Cyclops*

Textfig. 11.



a Biseriale Anordnung von *Cyclops fuscus* var. *distinctus* von oben. Sechs Ditetraden und ein Heterochromosom (*h*). *b* Biseriale Anordnung von *C. fuscus* var. *distinctus* von der Seite mit Heterochromosom (*h*).

Textfig. 12.

Textfig. 13*a*.

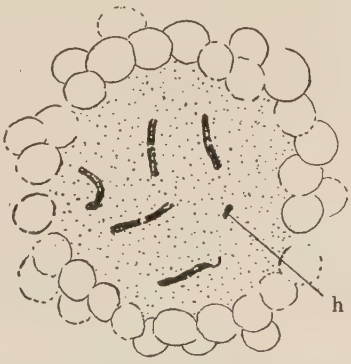


Fig. 12. Biseriale Anordnung von *Cyclops insignis* von oben. Elf Ditetraden, zum Teil in heterochroner Entwicklung. Nur die eine Tetradenplatte ist sichtbar.

Fig. 13*a*. Biseriale Anordnung von *Cyclops vernalis* von oben. Nur die obere Tetradenplatte gezeichnet. Fünf Ditetraden und ein Heterochromosom (*h*). Eine Ditetrade ist in ein Schwänzchen ausgezogen.

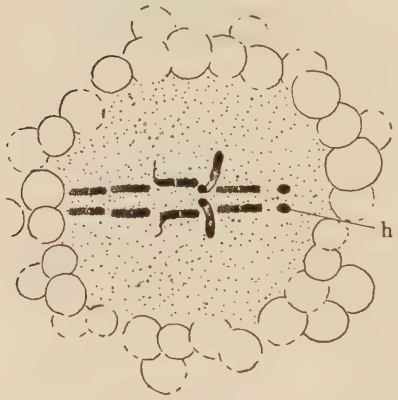
gleichen. Besonders wenn man die Ringe von *Diaptomus* von oben zu sehen bekommt (Fig. 58b; vgl. hierzu auch Fig. 89b), ist die Homologie

mit den Doppelstäbchen von *Cyclops* auffällig genug, so daß sie nicht übersehen werden kann, denn bei Polansicht tritt auch der Längsspalt hervor.

Die Doppelstäbchen von *Cyclops* und die Ringe von *Diaptomus* sowie die Ringe und Viererkugeln von *Heterocope* sind also dem Prinzip nach übereinstimmend gebaut (s. Textfig. 16) und durch Übergänge kontinuierlich verbunden; es sind »Tetraden« oder besser gesagt »Ditetraden«.

Was nun die Harpacticiden betrifft, so lösen sich die Platten, welche Häcker (1892) bei *Canthocamptus staphylinus* beobachtete und die man in

Textfig. 13*b*.



Textfig. 14.

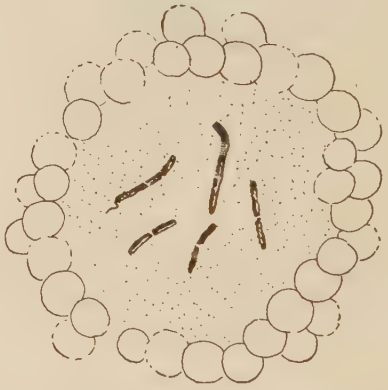


Fig. 13*b*. Biseriale Anordnung von *Cyclops vernalis* von der Seite. Heterochromosom (*h*) und fünf Ditetraden. Eine von diesen in ein Schwänzchen ausgezogen.

Fig. 14. Biseriale Anordnung von *Cyclops vernalis* von oben. Nur die obere Tetradenplatte gezeichnet. Fünf Tetraden zum Teil in heterochroner Entwicklung. Eine Ditetrade ist in ein Schwänzchen ausgezogen.

dem zum Austritt fertigen und eben ausgetretenen Ei findet — sie entsprechen somit der biserialen Anordnung bei den Cyclopiden —, bei bestimmten Färbungsmethoden (Bismarckbraun-Hämatoxylin, vgl. S. 41) je in 12 sehr deutlich längsgespaltene, quergekerbte, dicht aneinandergepackte Einzelstäbchen auf, welche paarweise opponiert sind und also auch Doppelstäbchen (Ditetraden) bilden (Fig. 47). Mit diesen Bildern von *Canthocamptus* stimmen in bezug auf die gestreckte Gestalt der Chromosomen und das Aussehen der biserialen Anordnung von der Seite *Cyclops dybowskii* und *Cyclops bicuspidatus* (die var. *odessana* inbegriffen) überein (Textfig. 9a u. b), während *Cyclops phaleratus* und wohl auch seine Verwandten mit *Canthocamptus* bezüglich des Verlaufs der Reifungsteilungen (vgl. S. 91) übereinstimmen.

b) Zahlenverhältnisse der Chromosomen.

Die Feststellung der spezifischen Chromosomenzahlen geschieht am besten in der biserialen Anordnung. Ich werde immer die Anzahl der Ditetraden angeben. Solche Chromosomen, welche durch ihre besondere Form, ihr tinktionelles Verhalten usw. sich auszeichnen, also Heterochromosomen sind — vgl. Montgomery (1901), Korschelt und Heider (1903, S. 599), Gutherz (1906), Wilson (1900), Häcker (1907, S. 45) —, sollen mit »h« bezeichnet werden.

Genus *Cyclops*.

Die »spezifischen Chromosomenzahlen« von *Cyclops* hat Braun (1907 u. 1909) zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gemacht. Ich kann seine Ergebnisse bestätigen und z. T. erweitern. Es stehen nunmehr folgende spezifische Chromosomenzahlen fest[1]).

Cyclops fuscus . . . . . 7 (Textfig. 6a) B., M.
Cyclops albidus . . . . . 7 B., M.
Cyclops fuscus var. *distinctus* . . . . 5 + 1 »h« (6 + 1 »h«) B., M. (M.)
(Bastard? *fuscus-albidus*) . . . . . (Textfig. 10 u. 11).

Cyclops serrulatus . . . . . 6 + 2 »h« B., M.
Cyclops prasinus . . . . . 5 + 1 »h« B., M.

Cyclops phaleratus . . . . . 6 + 1 »h« (Fig. 41a) M.
Cyclops affinis . . . . . 6 + 1 »h« M.

Cyclops strenuus . . . . . 11 B., M.
Cyclops insignis . . . . . 11 (Textfig. 12) B., M.

Cyclops Leuckarti . . . . . 7 B., M.
Cyclops Dybowskii . . . . . 9 B., M.

Cyclops bicuspidatus . . . . . 9 B., M.
Cyclops bicuspidatus var. *odessana* . . 9 (Textfig. 9a) B., M.
Cyclops vernalis . . . . . 5; 5 + 1 »h« (Textfig. 13 u. 14) B., M.
Cyclops viridis . . . . . 6 (Textfig. 24) B., M.

Cyclops gracilis . . . . . 3 (Fig. 9) B., M.

---

[1]) B. = Braun, M. = Matscheck.

Genus *Canthocamptus*.

Canthocamptus staphylinus . . . . . 12 (Fig. 47a) M.
Ich kann somit die alte Angabe Häckers (1895b) bestätigen.

Genus *Diaptomus*.

Diaptomus denticornis . . . . . 17 M.
Diaptomus salinus . . . . . 17 (Fig. 68b) M.
Diaptomus gracilis . . . . . 17 (Verh. d. Zool. Ges. 1908) S. 112, Fig. 7). M.

(Rückert (1894a) fand bei dem *Diaptomus gracilis* des Bodensees 16 Ditetraden, ich konnte aber bei Individuen von andern Fundorten mit aller Sicherheit 17 feststellen).

Diaptomus castor . . . . . 14 + 1 »h« (Ring) (Verh. d. Zool. Ges. 1908, S. 112, Fig. 5 bis 6) (Fig. 88—90) M.
Diaptomus laciniatus . . . . . 16 (Fig. 58b) M.
Diaptomus coeruleus . . . . . 14 (Verh. d. Zool. Ges. 1908, S. 112, Fig. 4) M.

Genus *Heterocope*.

Heterocope weismanni . . . . . 16 (Verh. d. Zool. Ges. 1908, S. 112, Fig. 2) M. (Textfig. 20)
Heterocope saliens . . . . . 16 (Fig. 109) M.

(Bezüglich der *Heterocope weismanni* kann ich die Zahlenangabe Rückerts [1894a] bestätigen.)

Die Vermehrungsperiode (Teilungs- oder Keimzone).

Das leicht umgebogene Ende des Ovars ist, wie schon früher erwähnt wurde, bei allen untersuchten Copepoden von einer wechselnden Zahl kleiner Kerne ausgefüllt, deren zugehörige Zellterritorien meist nicht deutlich erkennbar sind. Infolge ihres Chromatinreichtums färben sich die Kerne sehr intensiv, und ich konnte mir deshalb keine rechte Vorstellung über die Verteilung des Chromatins in den Kernen machen. Es wird wohl in den meisten Fällen ein Ruhestadium mit Nucleolus sein.

Ihren Eigenschaften und ihrer Lage nach entsprechen diese Kerne sicher dem »Keimpolster«, das Häcker (1895b) bei *Canthocamptus staphylinus* beschrieben hat, und ähnlichen Kernen, welche Lerat (1905) bei *Cyclops strenuus* fand.

Welche Bedeutung hat dieses Keimpolster?

Häcker hält die Kerne für Abkömmlinge der Urgenitalzellen des Embryos, also für Ureizellen, die auf Grund periodischer Teilungen aus sich die Elemente des Ovariums entstehen lassen. Ich selbst habe bei Tieren, welche erst etwa $^1/_5$ der definitiven Körpergröße erreicht hatten, bei denen das Ovar erst mäßig mit Kernen gefüllt war, vereinzelte Mitosen im Keimpolster gesehen. Genaueres über die Zahl der Chromosomen konnte ich nicht feststellen. Bei Tieren, die vor der ersten Eiablage standen, habe ich zwar in den allermeisten Fällen ein »Keimpolster« gefunden, aber Vermehrungsvorgänge scheinen nicht mehr vorzukommen. Alte Tiere, die vor der zweiten oder dritten Eiablage standen, hatten Ovarien ohne typisches Keimpolster.

Aus diesen Beobachtungen möchte ich schließen, daß das »Keimpolster« bei jüngeren Tieren in der Tat den eigentlichen Vermehrungsherd darstellt, daß aber bei älteren Tieren die Vermehrung hauptsächlich von den eigentlichen Oogonien ausgeht, so daß hier eine »sekundäre« Teilungszone auftreten kann. Vereinzelte Kernteilungen können allerdings auch noch bei älteren Tieren im »Keimpolster« vorkommen, doch gelangen sie relativ selten zur Beobachtung.

Vielleicht handelt es sich bei dem schon S. 43 erwähnten, in Fig. 32 abgebildeten Kern, der dem »blinden Ende« des Ovars von *Cyclops phaleratus* kappenförmig aufliegt und die späte Prophase aufweist, gerade um einen solchen noch spät sich teilenden Kern des Keimpolsters. Ich konnte sechs große Chromatinportionen und eine kleinere mit ziemlicher Sicherheit feststellen. Diese Chromosomenzahl würde also der Zahl der Elemente, welche man in der »biserialen Anordnung« und in der Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel findet, demnach der »reduzierten« Zahl der Autoren (s. S. 57), entsprechen.

An die kleinen, chromatinreichen Kerne des Keimpolsters schließt sich bei jungen Tieren eine breite Kernzone an, die auch Häcker (1895b) bei *Canthocamptus* fand und in welcher die Kerne alle ein typisches Ruhestadium zeigen. Das Chromatin ist in feinen Flittern, Körnern und Bröckchen überall im Kern verteilt. Dazu ist meist ein Nucleolus vorhanden.

Auf dieses breite Band von ruhenden Kernen folgt dann die eigentliche oogoniale Vermehrungszone. Sie ist bei jungen Tieren, die noch im Wachstum begriffen sind, sehr ausgedehnt. Bei alten Tieren dagegen, die schon

eine Eiablage hinter sich haben, können Vermehrungsvorgänge vollständig vermißt werden, so daß das ganze Ovar vom blinden Ende bis zum Stadium der synaptischen Kerne vollständig mit »ruhenden« Kernen ausgefüllt ist. Die Cyclopiden zeigen dieses Verhalten schärfer ausgeprägt als die Centropagiden und Harpacticiden.

Über den Verlauf der oogonialen Teilungen vermag ich nicht viel Neues zu sagen. Sie gleichen im ganzen den Mitosen, welche man da und dort in den Geweben der Copepoden, besonders im Darm, findet.

Es wäre von großem Interesse gewesen, durch eine hinreichende Zahl einwandfreier Zählungen die Zahl der Chromosomen in den oogonialen Teilungen festzustellen. Doch habe ich damit wenig Erfolg gehabt. Auch vom Rath, der diese Verhältnisse bei marinen Copepoden untersuchte, sagt (1895, S. 208): »So günstig die Copepoden für das Studium einiger Phasen der Eireifung, z. B. der Vierergruppenbildung sein mögen, so ungünstig sind sie gerade für die Periode der Teilungen der Ureier und der Ursamenzellen.« Ich kann mich diesen Worten nur anschließen. Bei *Diaptomus* und *Heterocope* erschwert schon die große Zahl der Chromosomen eine Zählung außerordentlich. Sodann sind in den Metaphasen und Anaphasen die Chromosomen so dicht aufeinandergepackt, daß sie in ihrer Gesamtheit von oben wie homogene Platten, von der Seite wie dunkle Bänder aussehen. Doch auch die Prophasen der oogonialen Teilungen sind für Zählungen wenig geeignet. Allerdings liegen zwischen den Teilungsstadien Kerne, welche distinkte Chromatinportionen deutlich erkennen lassen und sich im Zustand der Prophase befinden dürften. Bei schätzungsweisen Zählungen kommt man aber zu dem Resultat, daß die Anzahl der Chromatinportionen sehr wechselt. Sie entspricht bald mehr der »reduzierten« Zahl, bald der »Normalzahl«, bald kommen noch höhere Zahlen heraus, und dies dürfte damit zusammenhängen, daß die Chromatinportionen wohl noch keine eigentlichen Chromosomen, sondern »Prochromosomen« (Overton) sind.

Nicht viel günstiger liegen die Verhältnisse bei *Cyclops* und *Canthocamptus*. Die Chromosomenzahlen sind zwar nicht so groß wie bei *Diaptomus* und *Heterocope* (s. S. 57 u. 58), aber die Oogonien sind durchschnittlich kleiner, so daß auch die oogonialen Mitosen klein sind.

Lerat (1905) kommt bei seinem Objekt, *Cyclops strenuus*, das aber meiner Erfahrung nach nebst seinem Verwandten, *Cyclops insignis*, für Chromosomenzählungen unter den Cyclopiden das ungünstigste ist — der hohen Chromosomenzahl wegen —, zu dem Resultat, daß die oogonialen Teilungen die Normalzahl der Chromosomen aufweisen, also 22.

Ich selbst konnte in einem einzigen Falle an einem Dyaster einer

Oogonienteilung bei einem relativ viel günstigeren Objekt — *Cyclops fuscus* — die Zahl 7, also die »reduzierte« Zahl, feststellen (Textfig. 15).

Auch vom Rath (1895, S. 209) sagt: »Mindestens eine Generation der Ureizellen, und zwar die letzte, verläuft nach dem Schema der Mitosen mit doppelwertigen Chromosomen und scheinbar reduzierter Chromosomenzahl.« Dementsprechend findet vom Rath in den Mitosen der Mitteldarmkerne von *Anomalocera patersonii*, einem Meerescopepoden, 32 Elemente, bei der Teilung der Oogonien aber und in der biserialen Anordnung 16 Elemente, also die »reduzierte« Zahl.

Auf die »sekundäre« Teilungszone folgt eine Zone ruhender Kerne, wie auf die primäre Teilungszone, das Keimpolster, auch eine Lage ruhender Kerne folgte. Die ruhenden Kerne beider Zonen gleichen einander auch vollständig und zeigen, etwa wie ein ruhender Kern der Darmzellen, einen Nucleolus und das Chromatin in Fäden, Flittern, Körnern und Brocken im Kern verteilt.

Textfig. 15.

Dyaster einer oogonialen Teilung von *Cyclops fuscus*.

Rückert, Häcker und vom Rath hatten gefunden, daß nach der letzten oogonialen Teilung die Kerne aus dem Dispirem nicht in das Kernruhestadium zurückkehren, daß vielmehr die Chromosomen der Reifungsperiode sich direkt von diesem Dispirem herleiten lassen. Nun ist aber in letzter Zeit von einer großen Anzahl von Autoren gezeigt worden, daß zwischen die letzte Teilung der Ureizellen und die darauffolgenden synaptischen Stadien sich ein Ruhestadium der Kerne einschiebt. Auch Lerat (1905) hat bei *Cyclops strenuus* dieses Stadium gesehen, und wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, trifft dies auch für die andern Copepoden zu. Es kann also von einer Persistenz der Chromosomen der oogonialen Telophasen bis zu den Reifungsprophasen (Rückert 1892, 1894b) nicht die Rede sein[1]).

Die Reifungsperiode.

Die Reifungsperiode umfaßt den ganzen Zeitraum von der auf die letzten oogonialen Teilungen folgenden Ruheperiode bis zum Abschluß der zweiten Reifungsteilung.

[1]) Speziell die Angabe von Häcker (1895), daß bei *Canthocamptus* die Chromosomen der Reifungsperiode sich direkt aus dem Dispirem der letzten oogonialen Teilung ableiten lassen, beruht auf einer Verwechslung der Synapsisknäuel mit den Dispiremen vgl. auch Waldeyer, 1901—1903, S. 235, Fig. 60).

I. Die Synapsis.

Seitdem von vielen Forschern angenommen wird, daß in der Synapsis eine Paarung der Chromosomen vor sich gehe (von Winiwarter 1900, Montgomery 1901), hat dieses Stadium sehr an Interesse gewonnen. Es hat sich auch Lerat (1905) in seiner Untersuchung über die Oogenese und Spermatogenese von *Cyclops strenuus* dafür ausgesprochen, daß eine parallele Konjugation der Chromosomen in der Synapsis anzunehmen sei.

Der gegenwärtigen Strömung Rechnung tragend, habe auch ich die synaptischen Stadien in der Oogenese der Copepoden einer genauen Untersuchung unterzogen.

Ein sehr dankbares Material hierzu sind die *Heterocope*-Arten sowie der große *Diaptomus castor*. Die Ovarien sind bei diesen Copepoden sehr groß und bergen eine außerordentliche Menge von Oocyten, so daß die Wahrscheinlichkeit, alle Stadien der Synapsis in lückenloser Serie zu erhalten hier viel größer ist als bei den kleineren Cyclopiden und Harpacticiden sowie bei den kleineren *Diaptomus*-Arten. Ich werde aus diesem Grunde auch bei der Beschreibung der Synapsis mich an diese günstigeren Verhältnisse halten. Der besseren Übersicht halber sei eine Präsynapsis, eine eigentliche Synapsis und eine Postsynapsis unterschieden.

1. Die Präsynapsis.

Die Bilder der Präsynapsis, welche von dem geschilderten Ruhestadium zu den Stadien der eigentlichen Synapsis mit einseitig im Kernraum zusammengezogenem Chromatinknäuel hinführen, gleichen sehr den einleitenden Phasen der gewöhnlichen Mitosen, welche man in somatischen Zellen und Furchungszellen bei den Copepoden findet.

Es ordnen sich nämlich die zerstreut im Kern liegenden Chromatinbrocken und -flitter zunächst zu kurzen, mit Zäckchen und Ausläufern besetzten Fäden an, die dann mehr und mehr Fühlung miteinander gewinnen und zuletzt einen zusammenhängenden, dünnen Faden zu bilden scheinen, der den ganzen Kernraum in äußerst vielen, für das Auge unentwirrbaren Windungen durchzieht (Fig. 69). Geradesogut können es aber Fadensegmente sein, welche das Bild eines zusammenhängenden Fadens nur vortäuschen. Eine Entscheidung dieser Frage ist bei meinen Objekten nicht möglich gewesen.

Stets ist in der Präsynapsis ein Nucleolus vorhanden. (Selten trifft man zwei oder drei.) Er zeigt meist in der Mitte eine große Vacuole oder mehrere kleine Vacuolen. Ich glaube, daß die präsynaptischen Kerne bei den Copepoden den *Noyaux deutobroques* bis *Noyaux leptotènes* Winiwarters entsprechen.

2. Die eigentliche Synapsis.

Im Unterschied zu dem feinfadigen Knäuel der Präsynapsis hat sich nun das gesamte Fadenwerk einseitig im Kernraum zusammengezogen, zeigt aber sonst keine bestimmte Orientierung. Jedoch darf man sich nicht vorstellen, daß alle Kerne, welche ein bestimmtes Entwicklungsstadium des präsynaptischen feinfadigen Knäuels erreicht haben, nun gerade von diesem bestimmten Stadium an die einseitige Verlagerung des Knäuels aufweisen müßten. Man findet vielmehr neben dünnfadigen Knäuelstadien, die sich schon einseitig zusammengezogen haben, relativ dickfadige Knäuel, welche noch keine Spur einer synaptischen Zusammendrängung ihrer Elemente erkennen lassen. Früher oder später verfällt aber offenbar jeder Kern in das eigentliche synaptische Stadium, so daß immer eine breite Zone des Ovars mit Kernen erfüllt ist, die den einseitig zusammengezogenen Knäuel in sehr typischer Ausbildung zeigen.

Der Nucleolus, der nunmehr stärker ausgehöhlt erscheint, kann mitten in dem Knäuel liegen, er kann ihm aber auch nur aufgelagert sein oder sich völlig abseits befinden.

Während dieses im Gegensatz zur Präsynapsis allem Anschein nach ziemlich lange dauernden Stadiums verdicken und verkürzen sich die ineinandergewirrten Fäden mehr und mehr, und ihre Windungen werden deshalb viel übersichtlicher (Fig. 70). Wenn die ganze Entwicklung ihren Höhepunkt erreicht hat, kann man zweierlei wahrnehmen. Man sieht an günstigen Stellen, daß der nunmehr dicke, glatte Faden längsgespalten ist. Ferner bemerkt man jetzt in dem Knäuel zahlreiche freie Fadenenden, ein Zeichen, daß in diesem Stadium sicher freie Fadensegmente — ich werde diesen neutralen Ausdruck auch noch späterhin gebrauchen — vorhanden sind (Fig. 71—73). Lage und Aussehen des Nucleolus ist auch in den Figuren ersichtlich.

Mein Stadium der »eigentlichen Synapsis« entspricht den *Noyaux synaptènes* von Winiwarter.

3. Die Postsynapsis.

Der einseitig im Kernraum zusammengezogene Knäuel längsgespaltener freier Fadensegmente lockert sich in diesem Stadium auf. Die Segmente treten aus dem Knäuel heraus und legen sich in geschwungenen Linien der Kernwand von innen dicht an. Der Längsspalt, welcher die Segmente durchsetzt, ist nunmehr ganz deutlich geworden. Irgend welche Hinweise darauf, daß der Längsspalt nicht ein wirklicher

Längsspalt ist und daß die Doppelfäden im Sinne Winiwarters u. a. durch parallele Nebeneinanderlagerung je zweier Einzelfäden (Parallelkonjugation, Parasyndese) ihre Entstehung nehmen, habe ich bei den Copepoden nicht gefunden. Gleichzeitig mit dem Auftreten des Längsspalts hat die Färbbarkeit der Fäden ein wenig abgenommen. Der Nucleolus liegt meist in der Tiefe des Kerns und ist deshalb in Fig. 74, welche eine Oberflächenansicht eines postsynaptischen Kerns ist, nicht zu sehen.

Auch das Stadium der Postsynapsis nimmt immer eine breite Zone des Ovars ein. Es entspricht den *Noyaux pachytènes* bis *Noyaux diplotènes* Winiwarters.

II. Die Wachstumsphase.

Diese Unterabteilung der Reifungsperiode ist durch ein intensives Wachstum der Oocyten gekennzeichnet, und zwar nehmen Cytoplasma und Kern gleicherweise daran teil. Da das Wachstum und die sonstigen Veränderungen des Zelleibs unter dem Abschnitt Dotterbildung schon besprochen wurden, so hätten uns hier nur noch die Veränderungen des Kerns zu beschäftigen. Diese sind aber so mannigfacher Art und variieren bei den einzelnen Genera und Spezies so außerordentlich, daß ich von dem bisherigen Verfahren, die Vorgänge für alle untersuchten Copepoden zugleich zu schildern, abgehen muß. Da aber auch eine Beschreibung des Verhaltens jeder einzelnen Spezies während der Wachstumsphase schon des Raums wegen nicht angeht, muß ich mich auf die genaue Schilderung einiger Typen beschränken und alles andre anhangsweise erwähnen.

1. *Cyclops.*

Die frühe Diakinese eines Cyclopiden ist bis jetzt von Häcker (1893) bei *Cyclops strenuus* und von Lerat (1905) bei demselben Objekt untersucht worden.

Die späte Diakinese hat eine noch eingehendere Bearbeitung gefunden. Zu den schon oben erwähnten Arbeiten von Häcker und Lerat kommt die Untersuchung von Rücert (1894a), in der unter anderm auch gerade die späte Diakinese von *Cyclops strenuus* eingehende Berücksichtigung findet, ohne daß jedoch bezüglich dieses Stadiums eine Einhelligkeit erzielt worden ist.

Wie nun aus meinen Untersuchungen hervorgeht, verläuft die Diakinese innerhalb des Genus *Cyclops* nach zwei wohlgesonderten Typen:

Zum ersten Typus gehören: *C. gracilis*, *C. dybowskii*, *C. bicuspidatus* (die var. *odessana* eingeschlossen), *C. vernalis*, *C. strenuus*, *C. insignis*, *C. viridis*.

Die Chromosomen der frühen Diakinese sind bei diesen Cyclopiden lange, dünne Doppelfäden, die den Kern in vielen Windungen durchziehen und den kurzen kompakten Doppelstäbchen der späten Diakinese gar nicht gleichen. Zur Bildung eines typischen Keimbläschenstadiums, in dem das Chromatin so verstäubt würde, daß man von den Doppelfadensegmenten nichts mehr sieht, kommt es nicht. Ein Ersatz für dieses Stadium ist wohl darin zu erblicken, daß zwischen früher und später Diakinese die Segmente sehr an ihrer Färbbarkeit verlieren oder sich zu einem außerordentlich dichten Fadenknäuel ausspinnen, der in einzelnen Fällen an synaptische Stadien erinnert (s. S. 68 *C. viridis*).

Zum zweiten Typus gehören: *C. phaleratus*, *C. affinis*, *C. fuscus* *C. albidus*, *C. fuscus* var. *distinctus*, *C. serrulatus*, *C. prasinus*.

Die Chromosomen der frühen Diakinese gleichen denen der späten Diakinese außerordentlich und sind wie diese kurze, kompakte Doppelstäbchen. Zwischen frühe und späte Diakinese ist meist ein typisches Keimbläschenstadium eingeschoben, in welchem das Chromatin im Kern verstäubt und von distinkten Chromosomen keine Spur mehr zu sehen ist.

Diese beiden Typen decken sich mit den zwei Hauptgruppen der Cyclopiden, welche Vosseler (1886) und Schmeil (1892) auf Grund äußerer morphologischer Merkmale unterschieden haben (vgl. S. 42).

Erster Typus. (*C. gracilis*, *C. dybowskii*, *C. bicuspidatus* (mit var. *odessana*), *C. vernalis*, *C. viridis*, *C. strenuus*, *C. insignis*).

Als Repräsentant dieser Gruppe soll *Cyclops gracilis* ausführlicher beschrieben werden.

Wie wir schon früher (S. 63) gesehen haben, legen sich die längsgespaltenen Fadensegmente, nachdem sie sich aus dem synaptischen Knäuel gelöst haben, der Kernmembran in mannigfachen Windungen dicht an. Sie sind noch gut färbbar, lassen sich aber bei *Cyclops gracilis* infolge der Kleinheit der Oocytenkerne nicht in ihrem ganzen Verlauf verfolgen (Fig. 1). Der Nucleolus, der meist in der Einzahl vorhanden ist, stellt ein unregelmäßig rundliches Gebilde dar mit einer Art Vacuole in der Mitte.

Das mit der Wachstumsperiode einsetzende Wachstum des Kerns und des Cytoplasmas geht bei dem von mir untersuchten *Cyclops gracilis* (er stammt aus den Tümpeln des Burgholzhofes bei Stuttgart) ganz allmählich vor sich. Auch die Dotterbildung setzt langsam ein und findet erst kurz vor der Eiablage ihren Abschluß.

Beim Wachstum des Kerns, das nach dem Stadium der Postsynapsis einsetzt, verlieren die längsgespaltenen Fadensegmente ihr glattes Aussehen (Fig. 1, rechts). Sie werden allmählich breiter und scheinen nicht mehr so kompakt zu sein. An vielen Stellen sieht es aus, als ob sie mit Höckerchen und Zacken besetzt wären, von denen verästelte Fäden und Fasern ausgehen, die sich mit ähnlichen Fasern andrer Segmente vereinigen und sich mannigfach verästelt im Kern verlieren. Doch ist diese Erscheinung lange nicht so ausgeprägt wie bei *Heterocope saliens*, wo es, wie wir später noch sehen werden, zur Ausbildung eines Netz- oder Maschenwerkes kommt, in das die Fadensegmente eingebettet erscheinen. Immerhin genügt auch bei *Cyclops gracilis* dieser Vorgang, um während der Wachstumsperiode, soweit sie sich in den Endteilen des Ovars und Anfangsteilen der Ovidukte abspielt, den Fadensegmenten eine beträchtliche Unsicherheit der Abgrenzung zu geben. (Fig. 2). Sie verschwinden aber nie völlig, und insbesondere ist die longitudinale Teilung der Segmente jederzeit sichtbar, wie das schon Häcker (1893) und Lerat (1905) bei *Cyclops strenuus* gezeigt haben.

Auf das Blasserwerden der chromatischen Fadensegmente folgt nun die allmähliche Verkürzung und Verdichtung der längsgespaltenen Segmente in der späten Diakinese, welche zur Ausbildung der charakteristischen Chromosomen der »biserialen Anordnung« führt.

Im einzelnen kann man folgendes feststellen. Die Stadien der späten Diakinese findet man ausnahmslos in Oocyten, die in den Ovidukten sich befinden. Kern und Kernkörper fahren zunächst noch im Wachstum fort, die Fadensegmente aber beginnen sich zu verkürzen und stärker zu färben. Sie sind zwar oft noch miteinander verschlungen, und es sind insbesondere häufig die Spalthälften jedes Segmentes strepsinemenartig umeinandergedreht, aber man kann in diesem Stadium ihre Zahl mit Bestimmtheit feststellen. Es sind drei längsgespaltene Segmente da (Fig. 3), also gerade soviel wie Ditetraden in der biserialen Anordnung (S. 57) und halb soviel wie bei den Furchungsteilungen. Sodann wird man erstmals eines merkwürdigen Verhältnisses gewahr, das Chromosomen und Nucleolus verbindet und das für die späte Diakinese von *Cyclops gracilis* äußerst charakteristisch ist. Es sieht nämlich aus, als ob die Fadensegmente an den Nucleolus angeheftet wären und von ihm ausstrahlen (Fig. 3—6). Eine genaue Untersuchung dieses für die Frage nach den Beziehungen zwischen Chromosomen und Nucleolus wichtigen Vorkommens hat aber gezeigt, daß die Vereinigung von Nucleolus und Chromosomen bzw. längsgespaltenen Fadensegmenten keine innige ist, denn sie reichen zwar an den Nucleolus heran, dringen aber nicht in ihn ein.

Die Fig. 4—6 zeigen die weitere Entwicklung der längsgespaltenen Segmente. Sie werden kürzer und kompakter, und der Zwischenraum zwischen den Spalthälften vergrößert sich beträchtlich. Diese selbst sind nicht mehr strepsinemenartig umeinandergelegt, sondern geradegestreckt und nehmen mehr und mehr die Gestalt von Stäbchen an. Aus jedem längsgespaltenen Fadensegment ist ein Stäbchenpaar oder Doppelstäbchen geworden. Ein Einzelstäbchen des Doppelstäbchens oder Stäbchenpaares entspricht somit einer Spalthälfte des longitudinal gespaltenen Fadensegmentes. Auch die Einzelstäbchen des Doppelstäbchens lassen wichtige Veränderungen erkennen. So sieht man in Fig. 4 und noch besser in Fig. 5, daß jedes Einzelstäbchen wieder longitudinal gespalten ist. Dieser »sekundäre« Längsspalt, wie ich ihn im Unterschied zu dem »primären« Längsspalt, der die Doppelstäbchen in die Einzelstäbchen trennt, benennen will, kann später (Fig. 6) zeitweise verschwinden, kommt aber in der biserialen Anordnung wieder zum Vorschein. Fig. 6 zeigt ferner, daß jedes Einzelstäbchen in der Mitte quergekerbt ist. In den vorhergehenden Stadien ist diese Querkerbe nur andeutungsweise vorhanden, so daß ich sie in den Zeichnungen nicht anbringen konnte, dagegen wird sie von dem vorliegenden Stadium an deutlich sichtbar und später immer deutlicher.

Sowohl der Kern als auch der Nucleolus haben nunmehr, nachdem die Chromosomen ihre volle Ausbildung erreicht haben, erst ihre endgiltige Größe erreicht. Der Kern besitzt ein etwa 20—30mal größeres Volumen als zu Anfang der Wachstumsperiode. Auch der Nucleolus hat sich während der Ausbildung der Chromosomen wesentlich vergrößert (Fig. 3—6), ist aber ein wenig blasser geworden, und in seinem Innern zeigen sich zahlreiche kleine Vacuolen oder eine große Vacuole.

Die auf das Stadium der Fig. 6 folgenden Veränderungen, welche zum Verschwinden der Kernmembran, zum Zerfall des Nucleolus und zur Einstellung der Chromosomen in die »biseriale Anordnung« führen, gehen äußerst schnell vor sich. Man trifft diese Bilder deshalb selten. Der Vorgang, der übrigens im Prinzip bei allen Copepoden, also auch bei den Cyclopiden des zweiten Typus sowie bei den Centropagiden der gleiche ist, spielt sich in folgender Weise ab:

Die Kernmembran schwindet sehr schnell, ohne daß der Kern vorher an Größe zurückgegangen wäre. Chromosomen und Nucleolus liegen frei in einer Plasmainsel inmitten des Dotters. Nunmehr beginnt ein äußerst schneller Zerfall des Nucleolus (Fig. 7—8): Er verliert seine rundliche Gestalt und wird stift- oder bandförmig. Manchmal zerfällt er auch sofort in einzelne Brocken. Das ganze Kernplasma wird stark färbbar, eine

Veränderung, die möglicherweise von den Zerfallsprodukten des Nucleolus, die sich schnell im Plasma verteilen, herrührt. Sehr oft scheint es auch im Bereich dieser Plasmainsel zu einer nachträglichen Dotterbildung zu kommen (s. S. 46). Die Bewegung der Chromosomen ist der starken Färbung des Plasmas wegen nicht so leicht zu verfolgen. Schon im Stadium der Fig. 6 haben sie sich teilweise vom Nucleolus emanzipiert. Besonders ein Doppelstäbchen eilt den andern immer voraus. Nach dem Schwinden der Kernmembran liegen die Doppelstäbchen regellos zwischen Zerfallsresten des Nucleolus in der Plasmainsel zerstreut (Fig. 7). Dann aber rücken sie mehr und mehr nach der Mitte der Insel zu (Fig. 8) und stellen sich zuletzt so ein, daß der »primäre Längsspalt« (S. 67) aller drei Doppelstäbchen in eine Ebene zu liegen kommt (Fig. 9a). Betrachtet man diese Chromosomenanordnung von oben, so sieht man in einer oberen Ebene drei längsgespaltene, quergekerbte Stäbchen und in einer ihr parallelen, darunter liegenden Ebene das gleiche Sortiment von Stäbchen (Fig. 9b, wo aber nur eine Ebene mit den drei längsgespaltenen, quergekerbten Stäbchen gezeichnet ist).

Diese Anordnung der Chromosomen ist aber, wie wir von früher wissen (S. 37), die »biseriale Anordnung« der Chromosomen.

Wir können nunmehr auch mit Sicherheit sagen, daß der breite Spalt, welcher in der Seitenansicht (Fig. 9a) zwischen je einem Doppelstäbchen hindurchgeht, dem »primären« Längsspalt entspricht. Der schmale Spalt dagegen, der bei einer Ansicht von oben die Einzelstäbchen selbst der Länge nach teilt (Fig. 9b), entspricht dem »sekundären« Längsspalt. Die Querkerbe endlich teilt jedes Einzelstäbchen quer in der Mitte.

Auch die andern Angehörigen dieser Gruppe zeigen im Prinzip das gleiche Verhalten wie *Cyclops gracilis*. Am nächsten schließen sich an *Cyclops gracilis* an *Cyclops vernalis*, *Cyclops dybowskii*, *Cyclops bicuspidatus*. Schon mehr weichen *Cyclops strenuus* und sein Verwandter *Cyclops insignis* ab, weil bei ihnen die regressive Metamorphose der Segmente, wie auch Lerat (1905) bei seinem *Cyclops strenuus* fand, sehr weit geht. Indessen verschwinden die längsgespaltenen Segmente nie vollständig. Lerat (1905, S. 178) sagt, »Mais quelque granuleux, quelque pâles que deviennent les filaments, on les suit toujours très facilement et de plus, chose importante, on ne voit jamais disparaître les dualités.« Bei *Cyclops viridis* endlich spinnen sich die langen Doppelfäden, welche sich aus der Synapsis lösen, zu einem dichten Gewirr von feinen Fäden aus, die sich einseitig im Kernraum um den Nucleolus zusammenballen (Fig. 27), so daß das Bild einer zweiten synaptischen Zusammendrängung entsteht,

welche noch längere Zeit persistiert (Fig. 28). Es steht indes dieses Verhalten von *Cyclops viridis*, abgesehen von ähnlichen Beobachtungen bei andern Objekten (Giardina, vgl. auch Häcker 1907, S. 80 unten), auch innerhalb des Genus *Cyclops* nicht vereinzelt da. So fand ich eine ähnliche, wenn auch nicht so ausgeprägte (sekundäre) synaptische Zusammendrängung im Stadium der frühen Diakinese auch bei *Cyclops strenuus* (Fig. 26). Auch Lerat (1905) hat Ähnliches einer allerdings nicht bestimmt lautenden Bemerkung nach bei seinem *Cyclops strenuus* beobachtet. Er spricht von einem »magma chromatique«, das man während der Wachstumsphase an Stelle der ursprünglichen Synapsis beobachten könne.

Auch in der späten Diakinese sind die Bilder bei den Angehörigen dieses Typus oft recht verschieden. Dies beruht jedoch lediglich auf der für jede Spezies charakteristischen Zahl, Länge und Dicke der Chromosomen sowie auf der wechselnden Zahl, Gestalt und Anordnung der Nucleolen. Die wesentlichen Erscheinungen an jedem einzelnen Chromosom sind die gleichen wie bei *Cyclops gracilis*. Von einer Verbindung von Nucleolus und Chromosomen, wie sie für diesen Copepoden in der späten Diakinese so sehr charakteristisch war, ist bei den andern Angehörigen dieses Typus nichts zu sehen.

Zweiter Typus. (*C. phaleratus*, *C. affinis*, *C. fuscus*, *C. albidus*, *C. fuscus* var. *distinctus*, *C. serrulatus*, *C. prasinus*)

Bei diesen Cyclopiden sind die Chromosomen der frühen Diakinese wesentlich anders gestaltet als bei dem ersten Typus (s. S. 65). Während bei allen Cyclopiden, die dem ersten Typus angehören, die Chromosomen der frühen Diakinese lange, längsgespaltene Fadensegmente sind, welche mit den kurzen Doppelstäbchen der späten Diakinese wenig Ähnlichkeit haben, sind bei dem zweiten Typus die Chromosomen der frühen Diakinese zwar nicht so kompakt wie die der späten Diakinese, gleichen ihnen aber sehr durch ihre Stäbchenform.

Alle Charaktere dieses Typus zeigen sich bei *Cyclops phaleratus* besonders gut ausgeprägt. Ich lege deshalb die bei ihm gefundenen Verhältnisse der nachfolgenden Beschreibung zu Grunde.

Auch hier soll wieder, wie bei *Cyclops gracilis*, von dem Stadium der Postsynapsis ausgegangen werden, in welchem die längsgespaltenen Fadensegmente in Windungen dicht an die Kernmembran geschmiegt den Kern durchziehen (Fig. 33 links). Die Doppelfadensegmente sind noch ziemlich lang und lassen ihren Längsspalt noch nicht sehr deutlich erkennen.

Die Wachstumsperiode ist bei *Cyclops phaleratus* von der Postsynapsis nicht deutlich abgesetzt. Man sieht nur, daß die langen Doppelfaden-

segmente sich schnell verkürzen und an Färbbarkeit zunehmen. Gleichzeitig wird der Längsspalt, der jedes Fadensegment durchzieht, sehr deutlich (Fig. 33 rechts).

In späteren Stadien der frühen Diakinese, welche in der Mitte des Ovars und gegen den Abgangspunkt der Oviduktäste zu liegen, werden alle diese Verhältnisse noch klarer. Der Kern ist nämlich ein wenig gewachsen, und man sieht die Chromosomen, welche nun die Gestalt von Doppelstäbchen haben, scharf gegeneinander abgegrenzt. Neben sechs Doppelstäbchen ist noch ein kleines Chromosom vorhanden, das nicht längsgespalten ist und sich stärker als die sechs andern Chromosomen färbt (Fig. 34 bei *h*). Es unterscheidet sich also sowohl durch seine Form als auch durch sein tinktionelles Verhalten gegen die andern Chromosomen und ist deshalb als »Heterochromosom« im Sinne Montgomerys (1901) zu bezeichnen. [Vgl. auch Korschelt und Heider (1903, S. 599), Gutherz (1906), Häcker (1907, S. 45)]. Auch sein Verhalten in den Reifungsteilungen bestätigt dies (s. S. 92). Die Zahl 6 + 1 »h« der Chromosomen ist dieselbe wie in der Keimzone (vgl. S. 59) und die gleiche wie in der biserialen Anordnung, (vgl. S. 57). Es ist in allen drei Fällen die »reduzierte« Zahl.

Die auffallende Ähnlichkeit der Chromosomen der frühen Diakinese mit denen der späten Diakinese wird noch dadurch erhöht, daß bei einigen günstig gelegenen Chromosomen in der Mitte eines jeden Einzelstäbchens des Doppelstäbchens eine hellere Stelle sichtbar wird, die der Querkerbe, welche in der biserialen Anordnung deutlich hervortritt (Fig. 41 a), entspricht.

Ganz am Ende des Ovars und beim Übertreten der Oocyten in die Ovidukte setzt die Dotterbildung stärker ein und der Kern beschleunigt sein Wachstum sehr. Dies ist das Zeichen für eine ebenso rasche als auch auffallende Veränderung der Doppelstäbchen. Sie werden sofort undeutlich in ihren Umrissen und »zerfließen« zu länglichen Flecken, die in ein granulöses Netzwerk, das sich währenddem ausbildete, eingebettet erscheinen (Fig. 35).

Über die Herkunft und Entstehung dieses Netzwerks bin ich nicht recht im klaren. Bei Sublimatalkoholfixierung ist es viel weniger deutlich als bei Gemischen, die Säuren enthalten. Lerat (1905) hat es im gleichen Stadium bei *Cyclops strenuus* gefunden und beschreibt es als »reseau nucléaire«. Er nimmt an, daß es aus den Chromosomen entsteht.

In einigen Fällen (S. 66 und S. 80) glaube ich auch diese Entstehungsweise annehmen zu müssen. In andern Fällen aber habe ich wieder mehr den Eindruck bekommen, daß es sich um Gerinnungserscheinungen des Kernplasmas handeln könnte.

Bald nach dem Übertreten der Oocyten in den Ovidukt setzt die »progressive Metamorphose« der Chromosomen wieder ein. Die verwaschenen Flecken, die da und dort im Kern liegen, färben sich stärker, bekommen deutliche Umrisse und lassen einen helleren Streifen erkennen, der sie der Länge nach durchzieht (Fig. 36 bei *l*). Es ist der »primäre« Längsspalt, den wir schon in der frühen Diakinese beobachteten und der nun wieder erscheint. Die weiter folgenden Veränderungen, welche zur Bildung der typischen Doppelstäbchen und zu ihrer Einstellung in die biseriale Anordnung führen, sind bei *Cyclops phaleratus* die gleichen, wie sie bei *Cyclops gracilis* (S. 66 ff.) beschrieben wurden. Die Fig. 37—41 zeigen dies deutlich.

Ich kann deshalb auf eine nochmalige Schilderung des gesamten Verlaufs der späten Diakinese verzichten. Nur auf drei Punkte sei kurz hingewiesen.

Der erste betrifft die Zahlenverhältnisse.

Es sind, wie aus den Figuren deutlich hervorgeht, geradeso wie in der frühen Diakinese sechs große Chromosomen und ein Heterochromosom vorhanden, also die »reduzierte« Zahl.

Was zweitens die Gestalt der Chromosomen anbelangt, so sei auf die Fig. 39—41 verwiesen. Die großen Chromosomen haben die Gestalt von Doppelstäbchen mit quergekerbten Einzelstäbchen, welch letztere später in der »biserialen Anordnung« (Fig. 41) den »sekundären« Längsspalt erkennen lassen. Das Heterochromosom dagegen zeigt weder einen Längsspalt noch eine Querkerbe.

Drittens möchte ich auf die außerordentliche Ähnlichkeit einiger Stadien der frühen Diakinese mit solchen der späten Diakinese aufmerksam machen. Vgl. zu diesem Zweck insbesondere die beiden Fig. 34 und 38. Dort sind drei Kerne aus der frühen Diakinese abgebildet, hier ein Kern aus der späten Diakinese. Letzterer sieht aus wie ein vergrößertes Abbild der ersteren.

Wie ich schon oben andeutete, werden auch bei den andern Angehörigen dieses Typus Doppelstäbchen in der frühen Diakinese gebildet. Nur fallen diese Stadien nicht sofort ins Auge, wie bei *Cyclops phaleratus*, denn sie füllen hier ganz im Gegensatz zu dort einen relativ kleineren Teil des Ovars aus. Gewöhnlich sind sie auf eine schmale Zone beschränkt, die dicht auf die Zone der postsynaptischen Kerne folgt. Ihr Äußeres ist aber genau wie bei *Cyclops phaleratus*, wie aus einem Vergleich von Fig. 29, die einen Kern von *Cyclops albidus* vorstellt, mit der Fig. 34 deutlich hervorgeht. Auch die beginnende Auflösung der Doppelstäbchen in verwaschene Flecke (Fig. 30) bietet zunächst nichts Neues. Nun aber geht die Auflösung noch weiter, so daß auch die Flecke schwinden und der Kern aussieht wie ein

ruhender Gewebskern. Der ganze Kern scheint von einem feinen Gerinnsel von netziger Struktur erfüllt zu sein. Die chromatische Substanz ist in Flittern, Brocken und Körnchen überall im Kern verteilt, der Nucleolus ist groß und färbt sich stark (Fig. 31).

In diesem Stadium, das die Kerne meist schon zeigen, wenn sie in den mittleren Teilen des Ovars angelangt sind, verbleiben sie während längerer Zeit. Sie wachsen in den Endabschnitten des Ovars und auch noch im Ovidukt auf ein 10—20faches ihres ursprünglichen Volumens an. Es ist also zwischen früher und später Diakinese eine Art »Kernruhestadium« eingeschoben.

Der Eintritt der späten Diakinese ist dadurch gekennzeichnet, daß da und dort im Kern dunklere, geschlängelte Partien sichtbar werden. Sie gleichen nun vollkommen den langgezogenen Flecken, welche im gleichen Stadium bei *Cyclops phaleratus* zu sehen sind (s. Fig. 35—36). Sie wandeln sich auch wie diese zunächst in längsgespaltene Segmente, dann in Doppelstäbchen und zuletzt in die quergekerbten, längsgespaltenen Doppelstäbchen der biserialen Anordnung um.

Das Abweichende in der vorstehend geschilderten Entwicklung der Chromosomen den Verhältnissen bei *Cyclops phaleratus* gegenüber ist also hauptsächlich darin zu erblicken, daß die Kontinuität der Chromosomen an einer Stelle unterbrochen ist.

2. *Canthocamptus.*

Auf *Canthocamptus* soll nur kurz eingegangen werden, einmal, weil mir nicht alle Stadien in der vollständigen Reihe vorliegen wie bei andern Objekten, sodann weil Häcker (1892, 1895b) die Verhältnisse bei *Canthocamptus staphylinus* schonei ngehend untersucht hat. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß während der ganzen Wachstumsphase eine Persistenz der längsgespaltenen Fadensegmente besteht. Ich kann dies bestätigen, allerdings mit der Einschränkung, daß auch hier die Doppelfadensegmente eine Phase durchlaufen, wo sie sich sehr entfärben und ihre gegenseitige Abgrenzung erhebliche Schwierigkeiten macht. Die eigentümlichen Platten- und Ringfiguren, welche Häcker (1892, 1895b) in der späten Diakinese von *Canthocamptus staphylinus* beschrieben hat, beruhen ebenso wie die Plattenbildungen in der biserialen Anordnung (S. 56) auf der sehr engen Lagerung der zwölf langen Doppelstäbchen. Bei geeigneter Färbung lassen sich die Platten in einzelne Chromosomen auflösen (s. oben S. 56). Alles in allem genommen verhält sich

Canthocamptus staphylinus in der Wachstumsphase ähnlich wie die Cyclopiden mit vielen langen und dünnen Chromosomen — *Cyclops dybowskii* und *Cyclops bicuspidatus*.

3. *Diaptomus*.

Am Ende der Postsynapsis und am Anfang der Wachstumsperiode findet man bei *Diaptomus* wie bei andern Copepoden in den Oocytenkernen längsgespaltene Fadensegmente in großer Zahl (Fig. 75 links). Sie sind der Kernwandung dicht angeschmiegt und färben sich ziemlich stark. Je nach der *Diaptomus*-Spezies, die man untersucht, ist die longitudinale Teilung und die Segmentierung mehr oder weniger deutlich. Wie bei *Heterocope* gehen auch bei *Diaptomus* mit dem nunmehr einsetzenden starken Kernwachstum Veränderungen an den Fadensegmenten Hand in Hand. Diese Veränderungen bestehen in der Hauptsache darin, daß die anfangs glatten und gut gefärbten Doppelfadensegmente ihre distinkten Umrisse verlieren (Fig. 75 rechts) und sich sehr entfärben. Die weitere Entwicklung kann nun in verschiedener Weise verlaufen. Bei *Diaptomus salinus* z. B. verschwindet während der starken Entfärbung der Fadensegmente auch ihre longitudinale Teilung, ebenso ist es nicht möglich, einzelne Segmente deutlich zu erkennen. Man findet vielmehr in dem stark wachsenden Kern eine Menge von eigentümlichen federartigen Strängen (Fig. 59), die scheinbar regellos in vielen Windungen den Kern durchziehen und an die bekannten Chromosomentypen im Amphibien- und Selachier-Keimbläschen erinnern. Zweifellos handelt es sich hier um die Spuren der Doppelsegmente. Während des ganzen Keimbläschenstadiums, das durch starkes Kernwachstum besonders gekennzeichnet ist, sieht man diese Spuren (Fig, 60). An einzelnen Stellen kann man auch bemerken, daß je zwei dieser Spuren ungefähr parallel laufen. Jedoch sind solche Bilder selten, und der Parallelismus ist keineswegs auf den ersten Blick zu erkennen. Meist hat man nur den Eindruck eines wirren Durcheinanders von sehr wenig färbbaren, federartigen Strängen. Entsprechend der Größe des Keimbläschens ist auch ein sehr stark gefärbter großer Nucleolus vorhanden. Außer bei *Diaptomus salinus* fand ich auch bei *Diaptomus laciniatus* und *Diaptomus denticornis* im Keimbläschenstadium nur solche Chromosomenspuren in Gestalt von undeutlichen, federartigen Strängen (vgl. Fig. 54). Ein etwas andres Schicksal haben die Doppelfadensegmente bei *Diaptomus castor* und *Diaptomus coeruleus*. Statt daß sie sich in ein Gewirr von Strängen auflösen, verkürzen sie sich (Fig. 75 rechts) zu Gebilden (Fig. 76), welche den Doppelstäbchen, die wir bei *Cyclops phaleratus* in der frühen Diakinese kennen lernten, gleichen. Sie sind aber

viel weniger kompakt und färben sich deshalb auch sehr wenig. Dagegen kann man einen Spalt zwischen den Einzelstäbchen des Doppelstäbchens deutlich erkennen. Nicht alle Doppelfadensegmente nehmen, wenn sie sich verkürzen, die Gestalt von Doppelstäbchen an. Viele formen sich zu geschlossenen Ringen um (Fig. 77), indem die Einzelstäbchen an den Enden miteinander verklebt sind. Die Doppelstäbchen und Ringe sind zweifellos einander homolog und gehen durch Zwischenformen ineinander über. Mit der Entwicklung solcher Chromosomenformen, welche, wie noch gezeigt werden soll, den Ringen der späten Diakinese von *Diaptomus* außerordentlich gleichen, hat aber der Prozeß der Abblassung sein Ende noch nicht erreicht, vielmehr lösen sich diese Chromosomen nahezu vollkommen auf, indem sie in ihren Umrissen mehr und mehr undeutlich werden (Fig. 82). Zuletzt ist auch hier der Kern der Oocyte, das Keimbläschen, von den eigentümlichen, verschwommenen Chromosomenspuren erfüllt (Fig. 83), die wir in etwas andrer Ausbildung auch bei andern Diaptomiden kennen lernten. Der Unterschied von *Diaptomus castor* und *Diaptomus coeruleus* diesen gegenüber beruht lediglich darauf, daß die Fadensegmente in ihrer Individualisierung, d. h. in ihrer Ausbildung zu kurzen, distinkten Chromosomen (Doppelstäbchen, Ringen), etwas weiter gediehen sind, ehe sie bei abnehmender Färbbarkeit ihre Gestalt verlieren und im Keimbläschenstadium aufgehen.

Ich muß noch einer sehr merkwürdigen Erscheinung gedenken, die ich bei *Diaptomus castor* in der frühen Diakinese beobachtete. Wenn nämlich die Doppelfadensegmente sich zu Doppelstäbchen bzw. Ringen (Fig. 76 u. 77) verkürzt haben, die ebenso wie die Doppelfadensegmente noch dicht unter der Kernmembran liegen, sieht man in der Tiefe des Kerns neben dem Nucleolus einen noch ziemlich stark gefärbten Faden liegen (Fig. 78). Seine Form ist außerordentlich wechselnd (Fig. 79). Sehr selten ist er geradegestreckt, meist in einen dichten Knäuel aufgewickelt. Wir wollen ihn einstweilen als Heterochromosom bezeichnen. Daß diese Bezeichnung richtig ist, wird uns das Schicksal des Heterochromosoms, soweit ich es verfolgen konnte, lehren. Noch während die übrigen Chromosomen ihre typische Stäbchen- und Ringform beibehalten, unterliegt nun auch das Heterochromosom dem geschilderten Entfärbungsprozeß. Es »hinkt« also gewissermaßen den andern Chromosomen in der Entwicklung »nach«. So zeigt Fig. 80, daß das Heterochromosom (h) sich ebenfalls entfärbt hat und daß sein Gefüge viel lockerer geworden ist. Es ist auch ein wenig in die Breite gegangen. In Fig. 81 endlich, wo drei Kerne (*a*, *b*, *c*) abgebildet sind, hat das Heterochromosom (*h*) die gleiche lockere Beschaffenheit seines Körpers erreicht wie die andern Chromosomen. Es ist nur in

den seltensten Fällen verschlungen und um sich selbst gedreht (Fig. 81b bei »*h*«), meist ist es ringförmig (Fig. 81a bei »*h*«) und seiner besonderen Größe wegen mit den viel kleineren gewöhnlichen Chromosomen, die ja sehr häufig auch ringförmig sind, nicht zu verwechseln. Von der schmalen Kante aus sieht das ringförmige Heterochromosom aus wie ein breites Stäbchen (Fig. 81c bei »*h*«). Gleichzeitig mit den andern Chromosomen verliert auch das Heterochromosom im Keimbläschenstadium, wie schon beschrieben wurde, seine bestimmte Gestalt und ist unter den Chromosomenspuren (Fig. 82 u. 83) nicht mehr zu erkennen.

Das Keimbläschenstadium ist von verschieden langer Dauer. Es hängt dies sowohl von den einzelnen Spezies als auch von den innerhalb der Spezies wechselnden Verhältnissen der Eiablage ab. Besonders lang dauert es meinen Erfahrungen nach bei *Diaptomus castor* und *Diaptomus coeruleus*. Es kann bis zu 4 Wochen lang dauern. Um so geringer ist die Zeit, welche bei diesen Formen die späte Diakinese in Anspruch nimmt. Nach allen meinen Erfahrungen verläuft sie bei *Diaptomus castor* z. B. in einem Zeitraum von etwa 30 Minuten. Ich habe überhaupt immer gefunden, nicht nur bei Diaptomiden, sondern bei allen Copepoden, daß eine Korrelation zwischen der Dauer des Keimbläschenstadiums und der Dauer der späten Diakinese besteht. Je länger das Keimbläschenstadium ausgedehnt ist, desto schneller werden die Stadien der späten Diakinese durchlaufen.

Die späte Diakinese von *Diaptomus* ist von Rückert (1894a) sehr genau untersucht worden. Ich habe Gelegenheit gehabt, die späte Diakinese zwar nicht an dem Objekt Rückerts, dem *Diaptomus gracilis* des Bodensees, aber an einigen andern Diaptomiden (*D. denticornis*, *D. laciniatus*, *D. coeruleus*, *D. castor*, *D. salinus*) zu untersuchen, und ich kann die Befunde Rückerts durchaus bestätigen.

Ich will deshalb nur im Interesse der Vollständigkeit und mehr referierend das Wichtigste über die späte Diakinese von *Diaptomus* kurz erwähnen.

Auf das typische Keimbläschenstadium mit Chromosomenspuren (vgl. Fig. 59, 60, 82, 83) folgen Stadien, in denen die Spuren sich wieder besser färben und in ihrem Verlauf nun auch besser verfolgt werden können (Fig. 54). Man sieht, daß die Spuren weite Ringe von ziemlich unregelmäßiger Form sind, die in großer Zahl im Kern umherliegen und in ihrer Gesamtheit bei oberflächlicher Betrachtung eigentlich nur wie ein wirres Durcheinander von Strängen aussehen. Es hat schon Rückert (1894a) beschrieben, daß aus diesen weiten, unregelmäßigen, wenig kompakten Ringen durch Verkleinerung und Verdichtung regelmäßige Ringe entstehen,

welche zunächst noch ganz geschlossen sind (Fig. 55). Ich konnte bei *Diaptomus castor* (vgl. S. 73) und noch überzeugender bei *Heterocope saliens* (vgl. S. 80 u. 81) dartun, daß die Ringe aus Doppelfadensegmenten hervorgehen, indem diese an den Enden vereinigt bleiben und in der Mitte auseinanderweichen, und daß die Verlötungsstellen später unkenntlich werden, so daß geschlossene Ringe entstehen. Auch Rückert (1894) hat zur Erklärung der Ringfiguren bei *Diaptomus* und *Heterocope* diese Annahme gemacht. Bei weiterer Verkleinerung und Verdichtung der Ringe (Fig. 56) lassen sie vier Unterbrechungen erkennen. Zwei dieser Unterbrechungen entsprechen, wie ich mit Rückert (1894a) annehmen möchte, den ursprünglichen Verklebungsstellen der Enden der Spalthälften, die beiden andern den Querkerben der Doppelstäbchen von *Cyclops* (Textfig. 16). Es sind somit die Ringe von *Diaptomus* den Doppelstäbchen von *Cyclops* homolog. Die Auflösung des primären Keimbläschens, Zerfall des Nucleolus und die Bildung der biserialen Anordnung sowie des sekundären Keimbläschens wurde schon beschrieben. Es gehen diese Vorgänge auch bei *Diaptomus* sehr schnell vor sich. Die viergeteilten Ringe stellen sich in der biserialen Anordnung so ein, daß ein Paar korrespondierender Kerben in die Äquatorebene der ersten Richtungsspindel zu liegen kommt, und zwar möchte ich wegen der Homologie mit den Doppelstäbchen von *Cyclops* annehmen, daß dieses Kerbenpaar den Verlötungsstellen der Doppelfadensegmente entspricht. Es würden dann in der ersten Reifungsteilung (vgl. S. 88) auch bei *Diaptomus* die Einzelfäden der ehemaligen Doppelfäden voneinander getrennt. Ein strenger Beweis liegt aber natürlich für *Diaptomus* nicht vor.

Textfig. 16.

Schematische Darstellung der quergekerbten Doppelstäbchen von *Cyclops* (*a*) und der vierteiligen Ringe von *Diaptomus* und *Heterocope* (*b*), um deren Übereinstimmung zu zeigen.

Fig. 57 zeigt, wie das primäre Keimbläschen sich auflöst und in der so entstandenen Plasmainsel (vgl. S. 47) sich um die biseriale Anordnung herum ein neues, viel kleineres, querovales Bläschen, das sekundäre Keimbläschen (Häcker 1902) bildet (vgl. auch S. 82). Dieses querovale Bläschen steigt noch im Ovidukt oder spätestens beim Austreten der Eier in die Höhe an die Oberfläche des Eis. Dort zieht es sich in die Länge und bildet die erste Richtungsspindel (Fig. 58a). Die viergeteilten Ringe sehen dann, da sich nun auch der von *Cyclops* her bekannte zweite Längsspalt bemerklich macht, von oben wie winzige Vierergruppen aus, die in zwei dicht aufeinanderliegenden Schichten einander paarweise gegenüber-

liegen, also Ditetraden bilden (Fig. 58b). Auch daraus geht hervor, daß die Ringe von *Diaptomus* den Doppelstäbchen von *Cyclops* homolog sind. Beide sind Ditetraden.

Noch deutlicher geht die Homologie der Chromosomen der Diaptomiden und Cyclopiden aus meinen Befunden bei *Diaptomus salinus* hervor. Aus dem Keimbläschenstadium mit seinen federigen Chromosomenspuren (Fig. 59—61) gehen lange geschlängelte Doppelfäden hervor (Fig. 62). Diese Doppelfäden verkürzen und verdichten sich, und es entstehen Chromosomen, welche die Charaktere von *Diaptomus* und *Cyclops* in merkwürdiger Weise gemischt enthalten (Fig. 63). Neben Ringen, welche ihre Entstehung aus Doppelfadensegmenten durch Verkleben der Enden und Auseinanderweichen der mittleren Partien deutlich erkennen lassen, findet man alle Übergänge bis zu den typischen Doppelstäbchen der Cyclopiden. In späteren Stadien (Fig. 64) haben sich alle Chromosomen in Doppelstäbchen verwandelt. Die Einzelstäbchen der Doppelstäbchen sind umeinandergedreht oder kreuzweise übereinandergelegt. Selten liegen sie schön parallel. Die meisten Einzelstäbchen lassen einen Längsspalt (den »sekundären«, vgl. S. 67, Fig. 64 bei *l*) erkennen. In einem noch weiter fortgeschrittenen Stadium der späten Diakinese (Fig. 65) gleichen die Doppelstäbchen dieses Diaptomiden den Doppelstäbchen von *Cyclops* so außerordentlich, daß auch der Kenner, wenn man ihm zwei entsprechende Stadien der späten Diakinese von *Cyclops* und *Diaptomus salinus* vorlegt, kaum einen Unterschied findet (vgl. Fig. 65 mit Fig. 39). Der sekundäre Längsspalt ist nicht mehr zu sehen. Er kommt erst wieder zum Vorschein, wenn das primäre Keimbläschen sich auflöst (Fig. 66). Dann ist an den sehr verkürzten Doppelstäbchen auch die Querkerbe zu erkennen. Es sind also die Chromosomen von *Diaptomus salinus* ebenso wie diejenigen der andern Diaptomiden Ditetraden. Dies wird noch deutlicher, wenn sich das sekundäre Keimbläschen gebildet hat und an die Oberfläche des Eis gestiegen ist (Fig. 67). Dann sieht man in der biserialen Anordnung von der Seite zwei Schichten von kurzen, paarweise opponierten, quergekerbten Stäbchen (Fig. 68a), von oben zwei Schichten von paarweise gegenübergestellten Tetraden (Fig. 68b).

Es wäre nun noch einiges über das Heterochromosom zu sagen, dessen Schicksal in der frühen Diakinese wir bei *Diaptomus castor* verfolgten. Wir haben gesehen, daß das Heterochromosom des *Diaptomus castor* zuerst ein fadenförmiges, meist aufgeknäueltes Gebilde ist, das sich später bei zunehmender Abblassung meist in einen großen geschlossenen Ring verwandelt und im Keimbläschenstadium ganz verschwindet. Leider konnte ich in der späten Diakinese das Heterochromosom nicht genau genug ver-

folgen, denn die späte Diakinese geht außerordentlich schnell von statten, so daß man äußerst selten ein Stadium zwischen Keimbläschenstadium und biserialer Anordnung antrifft. Ich habe eine außerordentliche Menge von Tieren (etwa 1000) geschnitten und trotzdem nur in seltenen Fällen das fragliche Stadium erhalten. Auch zeigt es sich, wenn man ein spätdiakinetisches Stadium erhalten hat, daß sich der Kernsaft so stark färbt, daß die Chromosomen fast unsichtbar werden. Die Schwierigkeit wird noch dadurch erhöht, daß im Kern vom Keimbläschenstadium an eine Art Vacuole, d. h. ein hellerer, von dunklen Strängen durchzogener, rundlicher Fleck sichtbar wird, welcher oft $^1/_2$ bis $^3/_4$ des ganzen Kerns ausfüllt (Fig. 84 u. 85) und so die Klarheit der Bilder wesentlich beeinträchtigt. Über die Bedeutung dieser Erscheinung bin ich völlig im unklaren, umsomehr, da sie bei der Auflösung des primären Keimbläschens und Bildung des sekundären Keimbläschens (Fig. 87) nicht mehr zu beobachten ist.

Textfig. 17.

Das Heterochromosom von *Diaptomus castor* schematisch dargestellt: drei ringförmige, in einem Ring angeordnete Ditetraden.

Das Heterochromosom nun ist, so viel ich aus den wenigen Bildern entnehmen konnte, auch in der späten Diakinese, wie in der frühen (Fig. 79), ein sehr vielgestaltiges Gebilde (Fig. 85 u. 86), fällt aber seiner besonderen Form wegen gleich ins Auge. Ich habe immer den Eindruck bekommen, daß das Heterochromosom aus drei aneinandergehängten Ringen ○○○ bestehe, die in merkwürdiger Weise gedreht und verschlungen sind. Auch wenn sich die biseriale Anordnung bildet, ist diese Dreiteilung des Heterochromosoms sichtbar und wird später noch deutlicher. In der biserialen Anordnung ist dann das Heterochromosom (Fig. 88—90) ein ringförmiges, deutlich dreigeteiltes Gebilde, das sich von den andern Chromosomen, die vierteilige Ringe sind, auch durch seine Größe unterscheidet. Wenn sich die erste Richtungsspindel gebildet hat, ist die Dreiteilung und überhaupt der Aufbau des Chromosoms noch deutlicher geworden (Fig. 89b). Das Heterochromosom besteht nunmehr aus drei zu einem Ring vereinigten (vgl. Textfig. 17), ihrerseits ringförmigen Ditetraden, die durch Lininbrücken verbunden sind. Zu Beginn der Anaphase I verschwinden die verbindenden Lininbrücken völlig und die drei in einem Ring vereinigten, ringförmigen Ditetraden verhalten sich bei der Teilung (vgl. S. 88) genau wie die andern Ditetraden, d. h. sie spalten sich in zwei Halbringe, welche ihrerseits längsgespalten und quergekerbt sind (Textfig. 18). Wenn also in der biserialen Anordnung 14 Ditetraden und ein Heterochromosom, d. i. drei in einen Ring gestellte und durch Lininbrücken ver-

bundene Ditetraden vorhanden waren, so findet man nun im Eikern und im Rk I je 17 Tetraden (Fig. 94).

Ich habe mir deshalb folgende Anschauung über das Heterochromosom von *Diaptomus castor* gebildet:

Aus dem ursprünglichen Knäuelfaden segmentieren sich am Anfang der Reifungsperiode 17 Elemente heraus. Drei davon bleiben aber durch Lininbrücken eng verbunden. Die 14 einfachen Segmente wandeln sich nach dem Auftreten der I. longitudinalen Teilung in die typischen Chromosomen der frühen Diakinese (Ringe, Doppelstäbchen) um. Das Heterochromosom dagegen, eben jene drei durch Lininbrücken verbundenen Segmente, »hinkt« in seiner Entwicklung aus irgend einem Grunde — ich glaube, daß in dem Heterochromosom drei in Rückbildung (im Abbau) begriffene Chromosomen vereinigt sind (vgl. S. 109) — den andern nach. Gleichzeitig zeigt es Neigung, eine ringähnliche Figur durch Zusammenbiegen seiner Enden zu bilden (Fig. 81). Die weitere Entwicklung kann der Entfärbung der Chromosomen im Keimbläschenstadium wegen nicht verfolgt werden. Jedenfalls erfolgt nun auch bei den drei Komponenten des Heterochromosoms die Umwandlung der einzelnen Segmente in Ringe, so daß in der späten Diakinese das Heterochromosom als eine Aggregation von drei Ringen sich darstellt, die zunächst noch unbestimmte Figuren bilden (vgl. Fig. 85 u. 86). Sodann macht sich aber bei dem Heterochromosom wieder die Neigung, seine Enden zu einem großen Ring zusammenzubiegen, bemerklich (Fig. 88—90). Dann stellt das Heterochromosom einen großen aus drei Ringen gebildeten Ring dar. Wenn dann an allen Ringen (die drei des Heterochromosoms eingeschlossen) die vier Kerben auftreten und der sekundäre Längsspalt sich zeigt, so finden wir im Kern 17 Ditetraden, von denen drei (das Heterochromosom) durch Lininbrücken zu einer ringähnlichen Figur verbunden sind.

Textfig. 18.

Verhalten des Heterochromosoms in der Anaphase I, schematisch dargestellt.

4. *Heterocope.*

Rückert (1894a) hat die späte Diakinese von *Heterocope weismanni* ausführlich in Wort und Bild beschrieben. Sonst finden sich nur noch bei vom Rath (1895) einige Angaben über die Wachstumsphase von *Heterocope saliens.*

Da die späte Diakinese durch die Arbeit Rückerts genügend bekannt ist, habe ich vorzugsweise die Verhältnisse der frühen Diakinese klarzu-

stellen versucht Ein geeignetes Material bietet sich in der *Heterocope saliens* des Titi- und Feldsees dar.

Wie bei allen Copepoden, so finden wir auch bei *Heterocope* am Ende der Postsynapsis bzw. am Anfang der Wachstumsphase, daß die längsgespaltenen Fadensegmente in langen geschwungenen Linien der Kernwand von innen dicht anliegen (Fig. 102). Der Nucleolus liegt meist im Innern des Kerns und ist deshalb in der Figur, die eine Oberflächenansicht ist, nicht zu sehen. Er ist ein rundes, stark färbbares Gebilde mit einer bis mehreren Vacuolen im Innern.

Zwei Erscheinungen sind es, welche nun in der Folge das Aussehen des Kerns und der Doppelfadensegmente beeinflussen. Nämlich erstens das bedeutende Wachstum des Kerns und zweitens das allmähliche Verblassen der Doppelfadensegmente.

Daß das Kernwachstum ein sehr beträchtliches ist, mag ein Vergleich der Fig. 102 mit der Fig. 103 zeigen. Erstere Abbildung zeigt links einen Kern am Anfang und letztere einen Kern am Ende der frühen Diakinese. Die Volumenvergrößerung verhält sich etwa wie $1 : 3^3$ d. i. wie 1 : 27. Auch der Nucleolus, der auf der Figur nicht sichtbar ist, hat sich enorm vergrößert. Infolge des Kernwachstums liegen die Doppelfadensegmente nicht mehr so dicht beisammen. Sie scheinen auch ein wenig in die Breite gegangen zu sein, weshalb der Längsspalt auch deutlicher geworden ist. Die zweite Veränderung, das allmähliche Verblassen der Doppelfadensegmente ist auch aus den Abbildungen (Fig. 102—103) zu erkennen. Es sieht so aus, als ob die glatten Fäden der Postsynapsis sich mit Höckern und Zäckchen bedecken, von denen Fäden abgehen, die sich im ganzen Kern ausbreiten und mit andern Fäden anastomosieren. Es ist dies offenbar die gleiche Erscheinung, wie ich sie schon des öfteren geschildert habe, die aber bei diesem Objekt am deutlichsten ist. Wenn der ganze Vorgang seinen Höhepunkt erreicht hat, sind die Doppelfadensegmente sehr blaß geworden, und ihr ganzes Gefüge scheint ein lockeres zu sein. Immerhin ist die Abgrenzung der Segmente gegeneinander und ihre longitudinale Teilung noch leidlich zu sehen (Fig. 103). In diesem Stadium, das den Höhepunkt der mangelnden Färbbarkeit der längsgespaltenen Fadensegmente bedeutet, bleiben die Oocyten längere Zeit. Sie treten so in die Ovidukte über, wo dann allmählich die Färbbarkeit der Elemente zunimmt und so die Phase der späten Diakinese ihren Anfang nimmt.

Jetzt beginnen an jedem längsgespaltenen Fadensegment die Spalthälften in der Mitte auseinanderzuweichen, während sie an den Enden verklebt bleiben (Fig. 104). Auf diese Weise entstehen länglich-elliptische Ringe (Fig. 105), denen man ihre Entstehung aus den Doppelfadenseg-

menten noch deutlich ansieht. Wenn sich aber die Ringe verdichten und enger werden, verschwindet diese langgestreckte Gestalt (Fig. 106). Es ist dann auch recht schwer, die Verlötungsstellen — sie machen sich, wie das RÜCKERT (1894a) noch in späteren Stadien feststellte, durch etwas stärkere Färbung bemerkbar — zu entdecken, ja, es ist des öfteren ganz unmöglich.

Etwa von diesem Stadium an bespricht RÜCKERT bei *Heterocope weismanni* den weiteren Verlauf der späten Diakinese. Ich kann alle seine Befunde bestätigen. Sie stimmen auch mit meinen Ergebnissen bei *Heterocope saliens* vollkommen überein. Deshalb will ich die nun folgenden Stadien ganz kurz besprechen und verweise noch einmal auf die ausführliche Darstellung von RÜCKERT (1894a).

Die großen Ringe der Fig. 106 ziehen sich sehr zusammen und werden kompakt und stark färbbar (Fig. 107). Sie zeigen bei diesem Vorgang häufig heterochrone Entwicklung. So sind in Fig. 107 die Ringe *d*, *e* und *f* in der Entwicklung weiter voran als die Ringe *a*, *b* und *c*. Dies gilt auch für eine andre Erscheinung, die in gleicher Weise schon bei *Diaptomus* beobachtet wurde. Während nämlich einzelne Ringe noch gar keine Unterbrechung zeigen (Fig. 107; Ring *a* u. *b*), zeigen andre (Ring *c* z. B.) an zwei gegenüberliegenden Stellen eine Kerbe, und wieder andre (Ring *d*, *e*, *f* z. B.) sind vierfach gekerbt, so daß sie wie vierteilige Ringe aussehen. In dem fortgeschritteneren Stadium der Fig. 108 sind alle Ringe vierteilig und haben ungefähr gleiche Größe. Über die Bedeutung der Vierteilung der Ringe habe ich mich schon früher geäußert. Ich möchte mit RÜCKERT (1894) es als wahrscheinlich, wenn auch nicht als beweisbar annehmen, daß das eine Paar korrespondierender Kerben an der Stelle entsteht, wo die Verlötungsstelle der Doppelfadensegmente war. Es würde also je ein Halbring je einer Spalthälfte des Doppelfadensegments bzw. einem Stäbchen der Doppelstäbchen von *Cyclops* entsprechen (s. Textfig. 16). Dann würde aber auch die Kerbe in der Mitte jedes Halbrings der Kerbe in der Mitte jedes Einzelstäbchens der Doppelstäbchen von *Cyclops* entsprechen (s. dieselbe Textfig.). Für die Homologie der viergeteilten Ringe mit den quergekerbten Doppelstäbchen der späten Diakinese spricht auch ganz entschieden ihre homologe Entwicklung aus Doppelfadensegmenten, ihr Aussehen in der biserialen Anordnung (S. 55) und ihr Schicksal in den Reifungsteilungen, das wir noch kennen lernen werden (S. 88). Mit dem Stadium, das Fig. 108 zeigt, haben die Chromosomen ihre Entwicklung vollendet. Die Auflösung der Kernmenbran, das Schwinden des Nucleolus, der bis zuletzt seine volle Größe beibehielt, und das Einstellen der Chromosomen in die biseriale Anordnung vollzieht sich so, wie ich es schon bei andern Formen gezeigt habe.

Das Aussehen der Chromosomen in der biserialen Anordnung ist bei den beiden untersuchten *Heterocope*-Arten ein wenig verschieden. Bei *Heterocope weismanni* sind es typische Viererkugeln (Textfig. 20), bei *Heterocope saliens* eher viergeteilte Ringe (Fig. 109).

Zusammenfassung über die Wachstumsphase (frühe und späte Diakinese) von *Cyclops*, *Canthocamptus*, *Diaptomus* und *Heterocope*.

Am Anfang der Wachstumsphase sind die Chromosomen bei den Copepoden längsgespaltene Fadensegmente (Doppelfadensegmente), die sich noch in der frühen Diakinese zu Doppelstäbchen (*Cyclops*) oder Ringen (*Diaptomus*) verkürzen können. Ich habe die Überzeugung gewonnen, daß die Spaltung der Fadensegmente (I. Längsspalt), eine wirkliche Längsspaltung ist. Aus den Chromosomen der frühen Diakinese entstehen direkt oder unter Einschaltung eines mehr oder weniger ausgeprägten Keimbläschenstadiums die Chromosomen der späten Diakinese — Doppelstäbchen bei *Cyclops* und *Canthocamptus*, Ringe bei *Diaptomus* und *Heterocope*. Ringe und Doppelstäbchen sind ihrer Entstehung aus Doppelfadensegmenten nach homologe Gebilde und durch Übergänge (*Diaptomus salinus*) verbunden.

Durch das Auftreten von Querkerben und infolge der Ausbildung eines sekundären Längsspaltes wandeln sich sowohl Ringe als auch Doppelstäbchen in die Ditetraden der biserialen Anordnung um.

Diese Darstellung entspricht also im wesentlichen derjenigen, welche Rückert (1894) bezüglich der pelagischen Copepoden des Bodensees und Häcker (1895) bezüglich *Canthocamptus* gegeben hat.

Die Reifungsteilungen.

Das »sekundäre« Keimbläschen, welches in sich die biseriale Anordnung einschließt, steigt bei *Diaptomus* und *Heterocope* meist schon im Ovidukt an die Eioberfläche empor. Es ist anfangs queroval (Fig. 57 u. 87) und liegt schief zur Eioberfläche (Fig. 67). Später stellt es sich so ein, daß die Ebene der biserialen Anordnung parallel zur Eioberfläche liegt, und zieht sich in der Richtung der Polachse zu einem längsovalen Bläschen auseinander (Fig. 58a, 91, 109). Bei den meisten Cyclopiden steigt das sekundäre Keimbläschen, wie Häcker (1895c, 1902) bei *Cyclops viridis* (*brevicornis* Claus) schon beobachten konnte, während der Eiablage und kurz nach derselben an die Oberfläche des Eis empor. Zuletzt ist es auch ein längsovales Bläschen (vgl. Fig. 10). Bei *Canthocamptus* und bei *Cyclops*

phaleratus bleibt die biseriale Anordnung in der Tiefe des Eis, und auch die nächsten Vorgänge spielen sich hier ab. Erst während der Metaphase II und Anaphase II steigt die Teilungsfigur an die Eioberfläche empor.

Die biseriale Anordnung bleibt bei allen Copepoden noch einige Zeit, etwa 3 Minuten, im ausgetretenen Ei bestehen, dann erfolgt schnell der Übergang zur Anaphase I.

Beide Reifungsteilungen finden entgegen der Angabe Lerats (1905) im ausgetretenen Ei statt. (s. Häcker 1896, 1902, Braun 1907, 1909, Matscheck 1909). Bei einem sehr großen Copepodenmaterial, das sich auf vier Genera mit etwa 20 Spezies erstreckt, konnte ich keine Abweichung von dieser Regel finden.

Bezüglich des äußeren Verlaufs der Reifungsteilungen verhalten sich die Cyclopiden, *Diaptomus* und *Heterocope*, *Canthocamptus* und *Cyclops phaleratus* je verschieden voneinander.

1. *Cyclops* (Mit Ausnahme von *Cyclops phaleratus*).

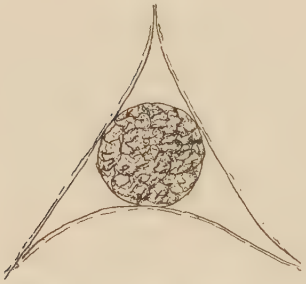
Als Beispiel möge der durch günstige Zahlenverhältnisse ausgezeichnete *Cyclops gracilis* dienen. Wir gehen am besten von der Metaphase I aus, welche im ausgetretenen Ei noch die typische biseriale Anordnung der Chromosomen deutlich zeigt (Fig. 10). In dem tonnenförmigen sekundären Keimbläschen, dessen Wände nunmehr fein gestreift sind (erste Richtungsspindel), liegen die drei längsgespaltenen, quergekerbten Doppelstäbchen, deren Entstehung wir ja schon kennen gelernt haben.

Die Einzelstäbchen sind schon in diesem Stadium weit auseinandergerückt. Man kann an ihnen in der Seitenansicht (Fig. 10) nur die Querkerbe erkennen, nicht aber den »sekundären« Längsspalt. Dieser ist nur bei einer Ansicht der biserialen Anordnung von oben sichtbar (Fig. 9b). Der Beginn der Anaphase I ist in Fig. 11 dargestellt. Das sekundäre Keimbläschen hat die Eioberfläche uhrglasförmig vorgewölbt. Die Einzelstäbchen sind weit voneinander entfernt. In diesem Stadium etwa wird auch bei den Cyclopiden, welche in der biserialen Anordnung den »sekundären« Längsspalt und die Querkerbe nicht deutlich erkennen lassen, beides gut sichtbar.

In Fig. 12 sieht man nun, daß sich das sekundäre Keimbläschen über das Niveau der Eioberfläche herausgehoben hat. Die eine Platte der drei Einzelstäbchen liegt am distalen Ende des sekundären Keimbläschens, die andre Platte dicht unter der Eiperipherie. Die Einzelstäbchen haben nicht mehr die gleiche Lage wie früher. Sie haben sich während des Auseinanderweichens in der Anaphase ein wenig um ihre lange Achse gedreht, so daß man auch in Seitenansicht (Fig. 12) neben der Querkerbe die longi-

tudinale Teilung der Einzelstäbchen erkennen kann. In Fig. 13 beginnt der Rk I sich abzuschnüren. Sowohl im Rk als auch im Eikern haben sich die Einzelstäbchen noch mehr gedreht. Manche stellen sich deshalb schon als typische Vierergruppen dar. Fig. 14 zeigt das nächste Stadium, wo der Rk I völlig abgeschnürt ist. Er liegt als ein ovaler Körper dem Ei mit breiter Fläche auf. Dies ist jedoch nicht immer der Fall. Stößt nämlich der sich abschnürende Rk I nicht gegen andre danebenliegende Eier — dies ist naturgemäß ein ziemlich seltener Fall —, so kann der schmale Isthmus, welcher im Moment der Abschnürung noch Ei und Rk verbindet, unter dem Zug des hängenden Rk sich zu einem langen Stiel ausziehen. Es entstehen so ganz ähnliche Bilder, wie sie auch Häcker (1895c, 1902) bei *Cyclops viridis* gefunden hat. Schließlich kippt der Rk um und kann sich ziemlich entfernt vom Ort der Abschnürung an andre Eier anlegen. Das weitere Schicksal des Rk I ist nicht uninteressant. Er führt zunächst eine Art selbständiges Leben weiter, indem er an Umfang noch ein wenig zunimmt. Auch die längsgespaltenen, quergekerbten Einzelstäbchen, die in ihm liegen, gehen noch Veränderungen ein. Bei den meisten Cyclopiden verkürzen und verdicken sie sich beträchtlich. Die Querkerbe und die longitudinale Teilung der Einzelstäbchen wird dabei so deutlich, daß ein gänzlich ungeübtes Auge ihre Tetradennatur sofort erkennt. Es kommt vor, daß die quergekerbten Spalthälften der Tetraden (s. Fig. 20) sich entlang dem »sekundären« Längsspalt während der Verkürzung und Verdickung völlig trennen (s. Fig. 21, 22). Statt der Vierergruppen in reduzierter Zahl findet man dann quergekerbte Stäbchen in der Normalzahl in dem Rk I (s. Fig. 23), also in dem durch die Fig. 20—23 dargestellten Fall von *Cyclops viridis* statt sechs Tetraden zwölf quergekerbte Stäbchen, ein Verhältnis, welches schon von Häcker bei *Cyclops viridis* als Regel beobachtet worden ist und ihn zu einer irrtümlichen Auffassung des ersten Teilungsprozesses geführt hat. Auch bei *Cyclops albidus*, *Cyclops strenuus* und *Cyclops insignis* konnte ich in einzelnen Fällen ein ähnliches Verhalten konstatieren. Es kommt auch vor, daß die Spalthälften der Tetraden sich verbiegen und krümmen, so daß X-, H-, 8-Figuren entstehen (Fig. 24), oder daß die Tetraden sich rhizopodenartig verästeln (Textfig. 19). In späteren Stadien, etwa von der Kopulation

Textfig. 19.



Rk. I von *Cyclops insignis*.

der Geschlechtskerne an, also etwa 1 Stunde nach seiner Entstehung, fällt der Rk I sehr rasch zusammen und degeneriert zu einem winzigen Chromatinklümpchen, das noch da und dort während der Furchung außerhalb der Furchungskugeln liegt und zuletzt verschwindet.

Nachdem der Rk 1 völlig abgeschnürt ist, liegen die im Eikern verbleibenden drei längsgespaltenen, quergekerbten Einzelstäbchen (Tetraden) dicht unterhalb der Eimembran in einem uhrglasförmigen, nicht bestimmt gegen die umgebende Dottermasse abgegrenzten Plasmaraum (Fig. 14). Dann treten die Tetraden von der Oberfläche des Eis zurück, und gleichzeitig vertieft sich der Plasmaraum mehr und mehr (Fig. 15). Zuletzt kommt es wieder zur Bildung eines Bläschens, das eigentümlich gestreift ist und die zweite Richtungsspindel darstellt (Fig. 16). Es ist, wie Häcker (1902) schon bei *Cyclops viridis* beobachtete, da, wo es an die Eiperipherie stößt, ein wenig abgestutzt, gleicht aber sonst dem sekundären Keimbläschen (erste Richtungsspindel) (s. Fig. 10) außerordentlich. Die drei längsgespaltenen, quergekerbten Einzelstäbchen (Tetraden) haben ihre Drehung um 90° völlig beendet und haben sich so eingestellt, daß der »sekundäre« Längsspalt aller in der Äquatorialebene der zweiten Richtungsspindel liegt. Während sich bei der Anaphase I die erste Richtungsspindel eher verkürzt als verlängert, ist bei der Anaphase II das Umgekehrte der Fall. Die tonnenförmige zweite Richtungsspindel zieht sich in die Länge und wird dabei ganz schlank (Fig. 17 u. 18). Die quergekerbten Spalthälften der Tetraden werden auseinandergezogen und nach den Polen verteilt. Bei diesem Vorgang nehmen sie haken- bis winkelförmige Gestalt an und werden dicht aneinandergedrängt. Die Anaphase II pflegt ziemlich länger zu dauern als die Anaphase I, und es kommt in dieser Zeit zu Verschiebungen der langgezogenen zweiten Richtungsspindel, die für das Schicksal des Rk II entscheidend sind, wie Häcker (1895c) richtig erkannte und Rückert (1895) gegenüber hervorhob. Liegt nämlich die Richtungsspindel senkrecht zur Eioberfläche, so wird der Rk II zum Ei hinausgedrängt und meist auch völlig abgeschnürt. Liegt die Spindel schief, so gelangt der Rk wohl auch aus dem Ei hinaus, aber die Spindel knickt vor der völligen Abschnürung des Rk winklig um, so daß der Rk wieder ins Ei aufgenommen wird. Bei tangentialer Lage der Spindel bleibt der Rk II im Ei. Auch die weiteren Schicksale des Rk II sind von Häcker (1895c) genau beschrieben worden. Der in der Tiefe liegende Eianteil der zweiten Richtungsspindel wandelt sich durch Umwandlung der Chromosomen in Teilbläschen und Verschmelzung derselben in den bläschenförmigen Kopulationskern um. Der männliche Vorkern, der während der Eiablage ins Ei eingedrungen ist, hat sich in einen bläschenförmigen Kern umgewandelt. Ei- und Samen-

kern wandern aufeinander zu und legen sich aneinander, wie das schon von Rückert (1895) und Häcker (1895c) beschrieben wurde. Etwa 1—1¼ Stunden nach der Eiablage ist dieses Stadium der Kopulation der Geschlechtskerne erreicht. Sodann differenziert sich aus jedem Kern die »reduzierte« Zahl von Chromosomen heraus, die in die erste Furchungsspindel eingehen, so daß dort die Normalzahl von Chromosomen vorhanden ist.

Fig. 19 zeigt das Stadium der Kernkopulation bei *Cyclops gracilis*, wo sich in jedem Geschlechtskern drei Chromosomen, also die »reduzierte« Zahl, herausdifferenziert haben. Die Chromosomen sind sehr lang und lassen keine Querkerbe erkennen. Die des einen Geschlechtskerns sind denen des andern in der Entwicklung vorausgeeilt.

Geradeso wie bei *Cyclops gracilis* habe ich die Vorgänge der Reifungsteilung bei den andern untersuchten Cyclopiden (*Cyclops phaleratus* und *Cyclops affinis* ausgenommen) gefunden. Unwesentliche Verschiedenheiten der Bilder sind durch die Zahl, Form und Größe der Chromosomen verursacht. Über das Verhalten der Heterochromosomen s. S. 92.

Somit ergibt sich für den Verlauf der Reifungsteilungen bei den Cyclopiden:

Die erste Reifungsteilung erfolgt nach einem primären, die zweite Reifungsteilung nach einem sekundären Längsspalt. Die Querkerbe hat eine durchaus passive Rolle.

Das Schicksal der Chromosomen bei der ersten und zweiten Reifungsteilung entspricht also den Vorgängen bei typischen Mitosen vollständig, nur daß immer zwei Elemente (bivalente Elemente) gemeinsam die mitotischen Prozesse durchmachen (s. auch Boveri 1904). Beide Reifungsteilungen sind Längsteilungen, wenigstens habe ich keine Anhaltspunkte für die Auffassung gewonnen, daß die primäre Längsspaltung als eine Parallelkonjugation (Parasyndese) zu betrachten ist.

Wie lassen sich diese Ergebnisse mit früheren z. T. ganz anders lautenden Angaben der Autoren über die Reifungsteilungen bei den Cyclopiden vereinigen?

Rückert (1894a) ist zu dem Ergebnis gekommen, daß bei *Cyclops strenuus* die erste Reifungsteilung eine longitudinale Teilung, die zweite Reifungsteilung eine transversale Teilung sei. Wie nun aber aus einer Betrachtung der Figuren seiner ersten Arbeit deutlich hervorgeht, ist Rückert über das Stadium der biserialen Anordnung (Metaphase I) überhaupt nicht hinausgekommen. Dies ist nicht weiter verwunderlich, denn er hat nur Ovidukteier untersucht, in denen ja die Stadien der Reifungsteilungen nicht zu finden sind (vgl. S. 83). In der zweiten Arbeit (1894b)

kommt Rückert zum gleichen Ergebnis. Er bildet hier auch eine Meta- und Anaphase II von *Cyclops strenuus* ab, gibt jedoch bezüglich der zweiten Reifungsteilung zu, daß möglicherweise eine zweite Längsspaltung übersehen worden sein könnte. Dies ist nun in der Tat der Fall. Auch die zweite Reifungsteilung ist wie die erste eine longitudinale Teilung.

Auch Lerat hat das Rückertsche Objekt, den *Cyclops strenuus*, untersucht. Beide Reifungsteilungen erfolgen nach Lerat (1905) im Ovidukt. Den Beweis hierfür ist er jedoch schuldig geblieben. Auch er ist, wie auch Häcker (1907, S. 89—90) betont, über das Stadium der biserialen Anordnung nicht hinausgekommen, weil er nur Ovidukteier auf Reifungsstadien hin untersucht hat. Wenn nun auch Lerat seine Ausführungen über den Charakter der Reifungsteilungen nicht mit Abbildungen dieser Stadien belegen konnte, so hat er doch das Richtige getroffen: «Les chromosomes-filles II sont les moitiés longitudinales des chromosomes-filles I» (Grégoire 1905). Der einzige Autor, welcher bei einem Cyclopiden, dem *Cyclops viridis* (*brevicornis* Claus), eine genaue Schilderung der Vorgänge bei den Reifungsteilungen zu geben im Stande war, ist Häcker (1895c, 1902), denn er hat die Eier kurz nach der Ablage untersucht (vgl. S. 83). Bezüglich der tatsächlichen Befunde stimme ich mit Häcker überein, aber ich muß die Bilder auf Grund meiner Erfahrungen bei andern Cyclopiden in andrer Weise deuten. Die gegenteiligen Angaben von Häcker sind darauf zurückzuführen, daß der durch große und schöne Chromosomen ausgezeichnete *Cyclops viridis* einige Komplikationen aufweist (Auftreten von X- und Hförmigen Chromosomen [Textfig. 24], Verhalten dieser Chromosomen in dem Rk I [S. 84 und Fig. 20—23]), die eine Deutung im Sinne Häckers möglich erscheinen ließen.

Sidorow (1905) hat sich in einer mir nicht zugänglich gewesenen Mitteilung, »die zweite Karyokinese von *Cyclops strenuus* und die Rolle des zweiten Richtungskörpers während der Befruchtung und Fragmentierung«, dahin ausgesprochen, daß die Chromosomen in den Reifungsteilungen einer doppelten Längsspaltung unterliegen. Dies stimmt mit meinen Ergebnissen (s. S. 86) überein.

2. *Diaptomus* und *Heterocope*

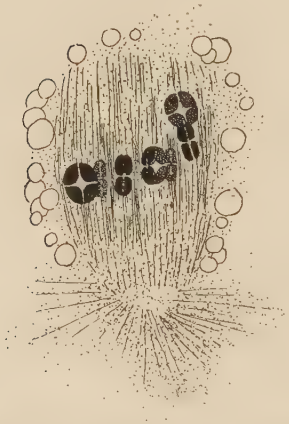
Wie wir schon gesehen haben, steigt bei *Diaptomus* und *Heterocope* das »sekundäre Keimbläschen« mit der biserialen Anordnung meist schon kurz vor der Eiablage, also noch im Ovidukt, an die Eioberfläche empor. Wenn man die biseriale Anordnung von der Seite betrachtet, so erscheinen die Chromosomen als viergeteilte Ringe bzw. als Viererkugeln (Fig. 58a,

89a, 91, 109, Textfig. 20). Von oben dagegen sieht man sehr deutlich, daß jeder Halbring eine Tetrade (Fig. 58b, 89b), also jeder Ring eine Ditetrade ist. Es sind also die Ringe bzw. Vierergruppen von *Diaptomus* und *Heterocope* den Doppelstäbchen von *Cyclops* homolog. Dies wird auch durch ihr Verhalten in den Reifungsteilungen bestätigt.

Als Beispiel für den Verlauf der Reifungsteilungen sollen die Verhältnisse bei *Diaptomus castor* dienen.

Wie bei *Cyclops*, beginnt auch hier die Anaphase I damit, daß das sekundäre Keimbläschen sich ein wenig über die Eioberfläche vorwölbt und daß die Ditetraden (Ringe) sich längs des primären Längsspaltes in die Tetraden (Halbringe) zerlegen. Im einzelnen verläuft der Vorgang folgendermaßen. Die rundlichen Ringe der biserialen Anordnung ziehen sich in der Richtung nach den Spindelpolen hin in die Länge, so daß ovale Ringe entstehen (Fig. 91). Sodann erfolgt die Trennung jedes Rings in zwei Halbringe, die in entgegengesetzten Richtungen nach den Polen hin auseinandergezogen werden (Fig. 92 u. 93).

Textfig. 20.



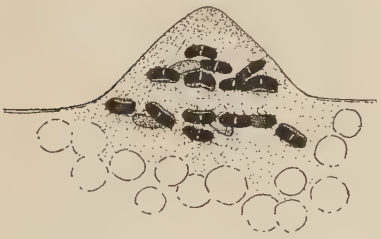
Biseriale Anordnung von *Heterocope weismanni*. Ausgetretenes Ei.

Da es sehr wahrscheinlich ist (vgl. S. 76), daß jenes Paar korrespondierender Kerben, das in der Äquatorialebene liegt und nach welchem sich die Zerlegung der Ringe in die Halbringe der Anaphase vollzog, dem primären Längsspalt entspricht, so hätte man die erste Reifungsteilung als Längsteilung zu betrachten. Dies stimmt mit unsern Erfahrungen bei *Cyclops* überein.

Genau wie bei *Cyclops*, erfolgt auch die Bildung und Abschnürung des Rk I. In Fig. 94 ist eine schon weit fortgeschrittene Anaphase I, wie sie sich von oben darstellt, abgebildet. Man sieht oben den Rk I sich deutlich gegen die im Ei verbleibende Chromosomenplatte abheben. Die Chromosomen sind hier wie dort Tetraden. Sie sind sowohl in dem Rk I als auch im Eikern in der Zahl 17 vorhanden. Wenn der Rk I ganz abgeschnürt ist (Fig. 95), haben sich die Tetraden des Eikerns geradegestreckt, so daß sie nunmehr in voller Größe sichtbar werden. Später erfolgt diese Streckung auch in dem Rk I. In beiden Fällen (vgl. Fig. 95 u. 96) ist dann die Zahl der Tetraden mit aller Sicherheit — je 17 — festzustellen. Wie bei *Cyclops*, beginnen auch hier die im Eikern verbliebenen Vierergruppen

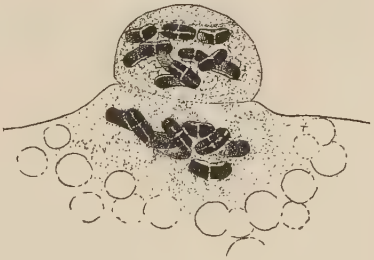
eine Drehung um ihre lange Achse um 90° zu vollführen. Sie stellen sich zuletzt so ein, daß der »sekundäre« Längsspalt aller in die Äquatorebene der zweiten Richtungsspindel zu liegen kommt (Fig. 96). Auch die zweite Reifungsteilung verläuft genau wie bei *Cyclops*. Der »sekundäre« Längsspalt erweitert sich allmählich (Fig. 97), und die Spalthälften rücken auseinander (Fig. 98). Nunmehr beginnt auch die tonnenförmige zweite Richtungsspindel sich zu verlängern und schlanker zu werden (Fig. 99). Dadurch werden die Chromosomen dicht aneinandergedrängt. Wie bei *Cyclops*, kann nun der Rk II im Ei bleiben (Fig. 101) oder aus dem Ei herausgedrängt werden (Fig. 100), wobei häufig eine winklige Knickung der zweiten Richtungsspindel zu beobachten ist. Das weitere Schicksal des Eikerns und des Rk ist das nämliche, wie es schon bei *Cyclops* be-

Textfig. 21.



Anaphase I von *H. weismanni*.

Textfig. 22.



Anaphase I von *H. weismanni*. Bildung des Rk. I.

schrieben wurde, und ich verweise auf die Ausführungen S. 85. Der Rk I geht bei *Diaptomus* rasch seinem Untergang entgegen und ist in späteren Stadien nur noch hie und da als kleines Chromatinklümpchen zwischen den Furchungskugeln zu sehen.

Heterocope bietet, was den Verlauf der Reifungsteilungen anbelangt, den Verhältnissen bei *Diaptomus* gegenüber nichts Neues. Ich verweise auf die Textfig. 20—22, aus denen die völlige Übereinstimmung mit *Diaptomus* zur Genüge hervorgeht.

Wie bei *Cyclops*, sind auch bei *Diaptomus* und *Heterocope* beide Reifungsteilungen (unter der Voraussetzung, daß der primäre Längsspalt, wie es meine Bilder sehr wahrscheinlich machen, ein wirklicher Längsspalt ist) Längsteilungen. Die Chromosomen werden (äußerlich betrachtet) in Teile gleicher Beschaffenheit halbiert.

Ishikawa (1891) ist bei seiner Untersuchung über die Reifungsteilungen bei einer japanischen *Diaptomus*-Spezies zu ganz andern Resultaten gekommen. Er schreibt beiden Reifungsteilungen den Charakter von echten

Reduktionsteilungen zu. Schon Rückert (1894a, 1894b) hat darauf hingewiesen, daß die Darstellung Ishikawas offenbare Irrtümer aufweist. Ich schließe mich dieser Kritik auf Grund meiner Befunde bei *Diaptomus* an. Rückert (1894a) hat nun gefunden, daß bei *Diaptomus* und *Heterocope* die erste Reifungsteilung eine Äquationsteilung (Längsteilung), die zweite Reifungsteilung eine Reduktionsteilung (Querteilung) sei. Demgegenüber ist zu bemerken, daß wie bei *Cyclops*, so auch bei *Diaptomus* und *Heterocope* sich die Stadien der Polocytenbildung nur in abgelegten Eiern finden. Rückert hat aber ausschließlich Ovidukteier untersucht und hat bei *Heterocope* nicht einmal die biseriale Anordnung gesehen. Er hat deshalb, wie bei *Cyclops*, so auch bei *Diaptomus* und *Heterocope* den »sekundären« Längsspalt nicht gefunden und ist so zu dem Resultat gelangt, daß nach Analogie mit andern Objekten die zweite Teilung eine Reduktionsteilung sei, weil sie nach der Querkerbe erfolge.

Aus meinen Untersuchungen geht aber hervor, daß auch die zweite Reifungsteilung eine longitudinale Teilung ist.

3. *Canthocamptus* und *Cyclops phaleratus*.

Ganz im Gegensatz zu *Cyclops*, *Diaptomus* und *Heterocope* findet man bei *Canthocamptus* und *Cyclops phaleratus* das sekundäre Keimbläschen mit der biserialen Anordnung auch bei ausgetretenen Eiern nie an der Oberfläche, sondern in der Tiefe des Eis, und hier spielen sich auch alle Vorgänge bis zur Anaphase II ab.

a) *Canthocamptus*.

Wie wir schon gesehen haben, sind auch bei *Canthocamptus* die Chromosomen der biserialen Anordnung längsgespaltene, andeutungswsise quergekerbte Stäbchen, die sich paarweise in zwei Reihen gegenüberstehen (Doppelstäbchen, Ditetraden) (Fig. 47). Von der Seite sieht jede Tetradengruppe wie eine gerade dunkle Linie aus (Fig. 47b). Der Beginn der Anaphase I ist dadurch gekennzeichnet, daß diese beiden Linien auseinanderrücken und das sekundäre Keimbläschen sich vergrößert und nach den Polen zu in die Länge zieht. Gleichzeitig tritt auch die charakteristische Längsstreifung des Bläschens auf, die für die erste Richtungsspindel bei den Copepoden so charakteristisch ist. Wenn die Anaphase I ihren Höhepunkt erreicht hat (Fig. 48), tritt in der mittleren Partie der ersten Richtungsspindel eine Art Scheidewandbildung hervor, und dort ist die Spindel sanduhrförmig eingeschnürt. Die eine Hälfte der Spindel stellt den Rk I, die andre Hälfte den Eikern vor. Beide gleichen sich so vollkommen, daß

eine Entscheidung darüber, welche Hälfte nun gerade der Rk oder welche der Anteil des Eikerns ist, nicht gefällt werden kann. Bei einer Ansicht dieser zweiteiligen Figur von oben (Fig. 48a) sieht man, daß in jeder Platte zwölf Tetraden liegen. Im Vergleich zu denen der biserialen Anordnung sind sie kürzer und stärker gefärbt. Auch die Querkerbe ist deutlicher geworden. Der Übergang zur Metaphase II ist in Fig. 49 dargestellt. Sowohl in dem Rk I als auch im Eikern beginnen die Tetraden sich um ihre lange Achse um 90° zu drehen. Fig. 50 zeigt diesen Vorgang vollendet. Man sieht, daß sich die Tetraden in beiden Hälften des sanduhrförmig eingeschnürten Bläschens — der nunmehrigen doppelten zweiten Richtungsspindel oder doppelten Metaphase II — so eingestellt haben, daß der »sekundäre« Längsspalt aller in der Äquatorebene ihrer zugehörigen zweiten Richtungsspindel liegt (Fig. 50b). Von oben (Fig. 50a) sieht man deshalb sowohl in dem Rk I als auch im Eikern die Tetraden als quergekerbte Stäbchen, je zwölf an der Zahl. Nunmehr macht der Rk I gleichzeitig mit dem Eikern die zweite Reifungsteilung durch. In der schon bei *Cyclops* und *Diaptomus* geschilderten Weise trennen sich in der Anaphase II die durch den sekundären Längsspalt gebildeten Spalthälften der Tetraden voneinander (Fig. 51) und weichen nach den Polen zu auseinander (Fig. 52), so daß die bekannten vierteilig-symmetrischen Kernteilungsfiguren entstehen, die Häcker (1895b) schon bei *Canthocamptus* beschrieben hat und die auch bei Insekten (Ameisen, Blattwespen usw.) vorkommen. Betrachtet man eine solche vierteilige Figur von schräg oben (Fig. 52a), so sieht man in jeder der vier Platten je zwölf Chromosomen. Jede Platte ist gegen die andre durch eine Scheidewand abgegrenzt und liegt also für sich in einem flachen Bläschen (Fig. 52b). Meist sind zwei Bläschen kleiner als die beiden andern und so deutlicher von ihnen abgesetzt. Erstere (Fig. 52b, bei $p_1 p_2$) stellen die Teilungsprodukte des Rk I dar, letztere dagegen den Rk II (Fig. 52b, bei p_2) und den Eikern (Fig. 52b, bei *e*). Während dieses Stadiums steigt die vierteilige Figur zur Oberfläche des Eis empor, und hier werden die drei Richtungskörper zu einem kompakten Körper vereinigt, wie es schon Häcker (1895) beschrieben hat (Fig. 53). Dieser Körper scheint sich während der Furchung geradeso zu verhalten wie der Rk II bei *Cyclops* und *Diaptomus*.

b) *Cyclops phaleratus.*

Die Reifungsteilungen verlaufen bei *Cyclops phaleratus* im Prinzip geradeso wie bei *Canthocamptus*, sind aber in mancher Hinsicht diesem gegenüber ausgezeichnet. So gleichen die Ditetraden der biserialen Anordnung den Ditetraden der meisten andern Cyclopiden und nicht denen

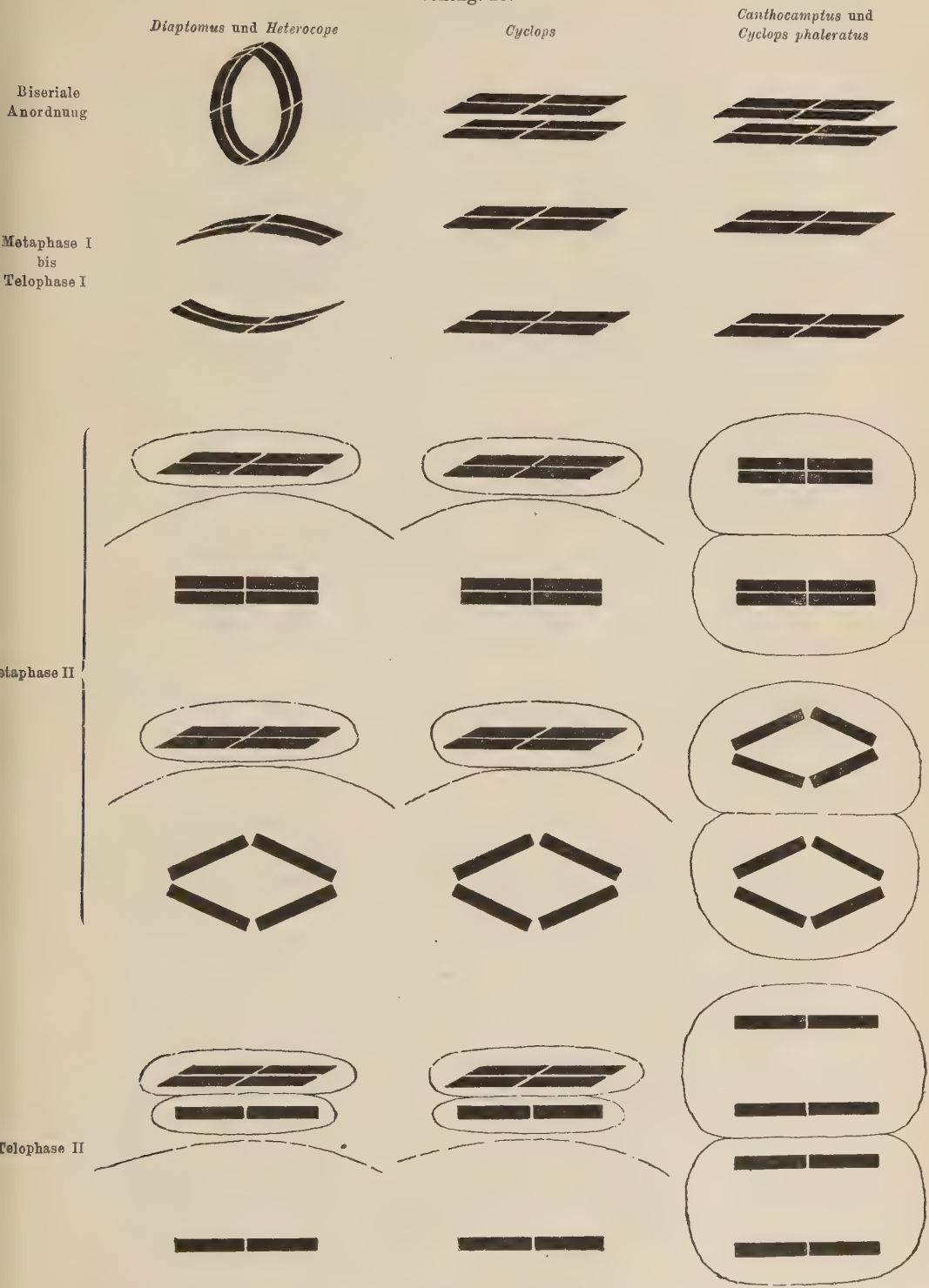
von *Canthocamptus* (vgl. Fig. 41 mit Fig. 47.) Es ist ein Heterochromosom (vgl. S. 57) vorhanden, das sich in den Reifungsteilungen anders verhält als die Ditetraden. Die Zahlenverhältnisse sind noch günstiger als bei *Canthocamptus*, es sind neben dem Heterochromosom nur sechs Ditetraden zu finden (Fig. 41).

Schon in der biserialen Anordnung stellt sich das Heterochromosom (*h*), das weder Längsspalt noch Querkerbe zeigt, so ein, daß es genau in einer Tetradenplatte liegt. Es scheint vom Zufall abhängig zu sein, in welche Platte es gelangt. Bei der Anaphase I wandert das Heterochromosom mit der zugehörigen Tetradenplatte ungeteilt nach dem einen Pol, die andre Platte nach dem andern Pol (Fig. 42). Es ist also entweder im Richtungskörperanteil oder im Eikernanteil der zweiteiligen symmetrischen Figur (Anaphase I — Metaphase II) neben den sechs Tetraden noch das Heterochromosom (*h*) zu finden. Wie bei *Canthocamptus*, drehen sich nun in dem Rk I und im Eikern gleichzeitig die Tetraden um ihre lange Achse um 90° und stellen sich so in die Äquatorialplatte der zweiten Richtungsspindel (Metaphase II) ein, daß der sekundäre Längsspalt der Tetraden in der zugehörigen Äquatorebene liegt (Fig. 43). Gleichzeitig wird an dem Heterochromosom (*h*) ein Spalt sichtbar, der wohl ein Längsspalt ist. Nunmehr macht der Rk I gleichzeitig mit dem Eikern die zweite Reifungsteilung durch, so daß auch hier jene vierteilig-symmetrischen Kernteilungsfiguren entstehen, die wir bei *Canthocamptus* schon kennen lernten. Die Fig. 44 bis 45 zeigen dies deutlich. Das Heterochromosom, das sich in der Metaphase II (vgl. oben) durch das Auftreten eines Spaltes auf die zweite Reifungsteilung vorbereitete, hat sich in dieser auch tatsächlich geteilt, so daß immer zwei von den vier Chromosomenplatten der vierteilig-symmetrischen Kernteilungsfigur neben den bekannten quergekerbten Stäbchen noch eine Spalthälfte des Heterochromosoms (*h*) enthalten (Fig. 45a). Wie nun auch schon aus dem Verhalten des Heterochromosoms bei der ersten Reifungsteilung hervorgeht, sind zwei Fälle möglich. Es haben Eikern und Rk II die Spalthälften des Heterochromosoms erhalten oder das Heterochromosom hat sich auf die zwei Abkömmlinge des Rk I verteilt. Beide Fälle habe ich bei *Cyclops phaleratus* gefunden. Wie bei *Canthocamptus*, werden auch hier die drei Richtungskörper zu einem einzigen Richtungskörper vereinigt (Fig. 46).

Zusammenfassung über die Reifungsteilungen bei den Copepoden.

Beide Reifungsteilungen erfolgen bei sämtlichen untersuchten Copepoden im ausgetretenen Ei.

Textfig. 23.



Schematische Darstellung des Verlaufs der Reifungsteilungen bei *Heterocope* und *Diaptomus* (1. Vertik.-Reihe), *Cyclops* ausgenommen *Cyclops phaleratus*) (2. Vertik.-Reihe), *Canthocamptus* und *Cyclops phaleratus* (3. Vertik.-Reihe).

Sowohl die erste als auch die zweite Reifungsteilung sind Längsteilungen, wie bei typischen Mitosen, nur daß immer zwei Elemente (bivalente Elemente) gemeinsam die mitotischen Vorgänge mitmachen.

In der ersten Reifungsteilung werden bei *Cyclops* und *Canthocamptus* die Einzelstäbchen der Doppelstäbchen voneinander getrennt, bei *Diaptomus* und *Heterocope* die vierteiligen Ringe bzw. Viererkugeln halbiert.

In der zweiten Reifungsteilung erfolgt das Auseinanderweichen und die Verteilung der durch die sekundäre Längsteilung gebildeten Spalthälften.

Das beiliegende Schema (Textfig. 23) über die Reifungsteilungen von *Diaptomus* und *Heterocope*, *Cyclops* und *Canthocamptus* sowie *Cyclops phaleratus* soll zeigen:

1. daß den verschiedenen Chromosomenformen der Copepoden der nämliche Bauplan zugrunde liegt,
2. daß der Modus der Reifungsteilungen prinzipiell der gleiche ist.

Allgemeiner Teil.

Es möge mir nun gestattet sein, den Blick von dem eigenen engeren Arbeitsgebiet aus auch auf fremde Arbeitsgebiete zu richten und zugleich zu einigen Fragen allgemeiner Natur Stellung zu nehmen.

I.

Die Synapsis.

Einen breiten Raum in der Diskussion kerngeschichtlicher Phänomene nimmt zurzeit die Synapsis ein.

Wir haben bei der Besprechung der morphologischen Verhältnisse im speziellen Teil (S. 62—64) gesehen, daß insbesondere die einleitenden Phasen der Synapsis den einleitenden Phasen typischer Mitosen, wie man sie bei Gewebs- und Furchungskernen bei den Copepoden findet, durchaus ähnlich sind. Doch auch die andern Stadien bieten eigentlich keine Abweichung von dem Schema, das Flemming (1879) für die Kernteilung aufgestellt hat, dar. Es kommt nämlich zuerst zur Bildung eines dünnfadigen und dann zur Ausbildung eines dickfadigen Knäuels. Letzterer ist in Segmente zerlegt. Auffallend ist dagegen die einseitige Lagerung des Chromatinknäuels, und in diesem Punkt allein ist die Abweichung von typischen Verhältnissen wesentlich.

Soweit die rein morphologischen Befunde.

Wie sind sie zu deuten?

Soviel ich sehe, sind zurzeit hauptsächlich fünf Hauptansichten über die Bedeutung der Synapsis zur Erörterung gestellt.

1. Nach einer ersten Anschauung findet in der Synapsis eine Konjugation der Chromosomen statt. Von Winiwarter hat als erster (1900) diese Ansicht geäußert, und zwar in dem Sinne, daß die mutmaßliche Konjugation »längsweise« erfolge (accolement, juxtaposition, Parasyndese nach Häcker [1907]). Ihm schlossen sich zahlreiche Autoren an.

2. Montgomery u. a. glauben ebenfalls an eine Konjugation je zweier Chromosomen während der Synapsis, nehmen aber eine »endweise« Konjugation der Chromosomen an (conjugation end to end, Metasyndese nach Häcker [1907]; Faltungstheorie).

3. Nach einer weiteren Ansicht, die von Goldschmidt (1908a) geäußert wurde, wäre die Synapsis als ein Stadium aufzufassen, in dem die Ausarbeitung der Vererbungssubstanzen geschieht durch Trennung des Idiochromatins vom Trophochromatin.

4. Ein vierter Weg wurde von R. Hertwig (1906, 1907 u. 1908) eingeschlagen und von Popoff (1907a, b; 1908) und Wassilieff (1907) weiter verfolgt. Diese Autoren sehen in der Synapsis eine unterdrückte Teilung und bringen sie mit der Lehre von der Kernplasmarelation in Verbindung.

Nicht unerwähnt soll hier bleiben, daß Woltereck den Gedanken, daß die Synapsis eine unterdrückte Teilung ist, schon 1898 ausgesprochen hat. Auch Giardina (1902) möchte die »Sinapsi differenziale« für eine unterdrückte Kernteilung ansehen.

Auch Häcker (1895) und Paulke (1900) haben die Synapsis mit Kernteilungsvorgängen in Verbindung gebracht.

5. Eine letzte Ansicht wird von den Forschern verfochten, welche bei ihren Objekten keine synaptischen Stadien, d. h. keine Stadien mit einseitig zusammengezogenem Kerngerüst oder einseitig gelagertem Knäuel gefunden haben. Sie halten die Synapsis mehr oder weniger für ein Kunstprodukt (s. die Zusammenstellung von Häcker [1907], sowie neuere Angaben von Meves [1907], Duesberg [1907] u. a.) und schreiben deshalb der Synapsis keine besondere Bedeutung zu.

Die Gründe, welche gegen die an erster Stelle aufgeführte Theorie der Chromosomenpaarung in der Synapsis sprechen, sind schon so oft hervorgeboben worden (Fick [1905, 1908a, 1908b], Häcker [1907], Goldschmidt [1908b], Meves [1907]), daß dieser Hinweis genügen würde. Da aber Lerat (1905) für *Cyclops strenuus* die parallele Konjugation der Chromosomen in der Synapsis angenommen hat, möchte ich doch in Kürze meine Einwände, die ich dagegen zu machen habe, vorbringen.

Die Kerne, welche Lerat zur Bestätigung seiner Ansicht abbildet, lassen lediglich erkennen, daß eine Längsspaltung der Chromatinfäden im Stadium der *Noyaux synaptènes* vorliegt.

Seine Behauptung, daß die »filaments minces« unvermittelt in die »filaments épaisses« übergehen und daß also die dicken Fäden nur durch Konjugation zweier dünner entstanden sein können, trifft nicht zu. Es ist vielmehr auch bei *Cyclops strenuus* ein allmählicher Übergang des dünnfadigen in den dickfadigen Knäuel und ein allmähliches Auftreten des Längsspalts zu konstatieren. Auch die allerdings nur vereinzelten Befunde über »reduzierte« Chromosomenzahl in Oogonienteilungen (s. S. 00) sind unvereinbar mit der von Lerat angenommenen Theorie der synaptischen parallelen Konjugation in der Synapsis. Alles in allem ist nach meinen Befunden die im dickfadigen Stadium auftretende longitudinale Teilung des Fadens eine wirkliche Längsteilung, wie das schon Häcker (1892) für *Canthocamptus staphylinus* gezeigt hat. Daraus würde ferner hervorgehen, daß ich auch für die von Montgomery u. a. vertretene »Faltungstheorie« bei den Copepoden keine Stütze finden konnte.

Der dritten Anschauung über die Bedeutung der Synapsis kann ich nicht beitreten, denn keine meiner Beobachtungen weist darauf hin, daß eine von Goldschmidt vermutete Trennung des Idiochromatins vom Trophochromatin hier zustande kommt. Auch scheinen mir die Fälle, wo keine Synapsis beobachtet wurde oder wo synaptische Zustände außerhalb der Keimbahn sich finden (Marcus 1908 z. B.) der Theorie erhebliche Schwierigkeiten zu bereiten.

Auch der vierten Anschauung über das Wesen der Synapsis scheinen mir, wenigstens in der Form, wie sie geäußert wurde, noch einige Bedenken gegenüberzustehen. Es ist ja gewiß, daß auf den ersten Blick auch bei den Copepoden die Zusammendrängung des Chromatins den Gedanken an eine unterdrückte Kernteilung plausibel erscheinen läßt. Andrerseits aber muß ich immer wieder betonen, daß das Chromatin eben im wesentlichen die Veränderungen durchmacht, welche auch bei gewöhnlichen Mitosen vom »ruhenden« Kern zur Ausbildung eines segmentierten Knäuels führen. Deshalb nähere ich mich auch der Auffassung, die an letzter Stelle aufgeführt wurde, wonach der Synapsis keine besondere Bedeutung zugeschrieben werden kann.

Von verschiedener Seite wurde auch schon versucht, über die besonderen Bedingungen, welche die Synapsis hervorrufen, ins klare zu kommen.

So nimmt Schönfeld an (1900), daß die Anziehung der Centrosomen

am Zustandekommen der Synapsis beteiligt sei. Ich konnte aber ebensowenig wie Lerat (1905) in diesem Stadium Centrosomen finden, so daß eine Wirkung der Centrosomen im Sinne Schönfelds nicht wahrscheinlich ist.

Popoff (1907, 1908) konnte bei *Paludina vivipara* während der Synapsis eine starke Volumzunahme der Kerne feststellen. Er nimmt an, daß diese Zunahme durch Wasseraufnahme erfolgt. Dabei auftretende osmotische Strömungen würden dann die einseitige Zusammenballung der chromatischen Substanz bedingen. Da bei den Copepodon das Kernwachstum während der Synapsis kaum nennenswert ist, so würde es hier an der Voraussetzung zu der oben erwähnten Hypothese fehlen. Immerhin möchte ich, da ich auf diesen Punkt nicht von Anfang an mein Augenmerk richtete, kein abschließendes Urteil fällen.

Häcker (1907) kommt zu Anschauungen, die sich wenigstens z. T. mit denen Popoffs berühren. Er sagt S. 82: »Danach würden es besondere diosmotische Eigentümlichkeiten der Kernmembran oder auch vorübergehende Zustände der Kernsubstanzen selber sein, welche bei Einwirkungen von Reagentien oder auch bei unnatürlichen Veränderungen des Gewebsturgors eine plasmolytische Kontraktion des Kerninhalts bedingen«. Diese Fassung des Problems stimmt noch am ehesten mit den Erfahrungen überein, die ich bei den Copepoden machte. Da eine Beobachtung am lebenden Gewebe nicht anging, wurde die Einwirkung der verschiedenen Konservierungsmittel bei stärkerer und schwächerer Konzentration, schneller und langsamer Einwirkung untersucht. Es hat sich durchweg gezeigt, daß bei mangelhafter Konservierung (bei zu starker oder zu schwacher Konzentration, bei zu starker Erwärmung des Fixierungsgemisches, bei Alkoholkonservierung) die synaptischen Stadien sehr zahlreich sind. Bei vorsichtiger Konservierung gelang es, diese Stadien auf eine schmale Zone zu reduzieren. Ganz zum Schwinden konnte die Synapsis nie gebracht werden.

II.
Die Reduktionsfrage.

Eine andre Erscheinung, welche die Diskussion beherrscht, ist die Zahlenreduktion der Chromosomen. Theoretisch könnte eine solche erfolgen auf dem Wege einer Früh- oder einer Spätreduktion (Fick 1907). Im ersten Fall sind die Chromosomen, schon ehe sie sich in die erste Richtungsspindel einstellen, in reduzierter Zahl vorhanden, im zweiten Fall sind die Chromosomen noch in der ersten Richtungsspindel in der Normalzahl vorhanden, und die Zahlenreduktion erfolgt während der Reifungsteilungen. (Carnoyscher Reifungstypus nach Fick; eigentliche Reduktionsteilung nach Weismann [1887]).

Zwei Beobachtungsreihen scheinen mir bei den Copepoden für eine Frühreduktion zu sprechen: 1. die Bilder, welche darauf hinweisen, daß der I. Längsspalt ein wirklicher Längsspalt ist; 2. die allerdings nur isolierten Befunde, wonach schon in den oogonialen Teilungen die halbe Chromosomenzahl auftritt (S. 59 u. 61).

Bei der Frühreduktion kann, wiederum theoretisch betrachtet, die numerische Reduktion der Chromosomenzahl erfolgen

1. durch Absorption oder Atrophie der Hälfte der Chromosomen (Boveri, 1892).
2. durch Bildung bivalenter Elemente oder Doppelchromosomen. Dies kann geschehen:
   a) durch paarweises Aneinanderlegen der Chromosomen der Länge nach (accolement, juxtapposition, Parasyndese nach Häcker 1907, S. 74);
   b) durch paarweises Aneinanderlegen der Chromosomen hintereinander (conjugation end-to-end, Metasyndese nach Häcker 1907, S. 74);
   c) durch Ausbleiben eines letzten Querteilungsschrittes (Scheinreduktion Häcker; Pseudoreduktion Rückert);
   d) durch vollkommene Verschmelzung je zweier Chromosomen in den Prophasen der ersten Teilung oder noch früher (vgl. Boveri 1904, S. 78).

Daß die Reduktion durch Absorption von Chromosomen erfolgt wäre, ist wenig wahrscheinlich. Seitdem Boveri (1892) diesen Gedanken geäußert hat, ist von keiner Seite her irgend etwas bekannt geworden, was als Stütze dafür angesehen werden könnte, und speziell bei den Copepoden liegen keine einschlägigen Beobachtungen vor.

Daß ferner eine Konjugation der Chromosomen in der Synapsis — sei es »längsweise« oder »endweise« — wenig wahrscheinlich ist, habe ich schon S. 95 hervorgehoben. Die Querkerbe, welche man bei den Copepoden mit so großer Regelmäßigkeit an den Chromosomen der späten Diakinese und Reifungsteilungen findet, kann ja zunächst noch ebensogut als Zeichen für eine Konjugation der Chromosomen »end-to-end« wie für die »Pseudoreduktion« (Rückert, Häcker) in Anspruch genommen werden. Es scheint mir aber der Vorgang, daß der Chromatinknäuel statt in die »normale« Zahl von Chromosomen sich nur in die »halbe« Zahl segmentiert, mit unsren Gesamtanschauungen über die Chromosomenbildung viel eher vereinbar zu sein als ein aktives sich Suchen und Auffinden von Chromosomen, wie es die Konjugationshypothese in der andern Fassung verlangt. Daß einzelne Chromosomen in engerem Verband bleiben können,

wurde ja auch schon in Gewebs- und Furchungszellen beobachtet (vgl. Häcker, 1907, S. 111).

Da nun das regelmäßige Auftreten der Querkerbe in den Prophasen I auch gegen eine vollkommene Verschmelzung je zweier Chromosomen (vgl. oben 2d) spricht, so kommt man schließlich zu folgender Auffassung:

Die wirkliche numerische Reduktion der Chromosomen erfolgt, wie ich mit Rückert, Häcker und vom Rath annehmen möchte, bei den Copepoden durch unvollkommene Segmentierung des Chromatinfadens, indem der letzte Querteilungsprozeß unterbleibt oder nicht ganz durchgeführt wird und so zweiwertige oder bivalente Segmente entstehen. (Pseudoreduktion Rückert, Scheinreduktion Häcker).

Wann erfolgt nun bei den Copepoden die Bildung der bivalenten Elemente und damit die numerische Reduktion?

Eine präzise Antwort auf diese Frage kann ich nicht geben, denn auch die Befunde über »reduzierte« Chromosomenzahl in oogonialen Phasen (s. S. 59 u. S. 61) stellen uns lediglich vor die vollzogene Tatsache der Zahlenreduktion, und außerdem sind sie noch zu sparsam, als daß sie uns eine genügende Handhabe geben könnten.

Auch der Frage, warum bivalente Elemente gebildet werden, ist man schon näher getreten. Rückert (1894b) und Boveri (1904) sind der Ansicht, daß die Erscheinung mit dem Mechanismus der Reduktionsteilung in Verbindung steht. Diese Auffassung kann natürlich nur dann Gültigkeit haben, wenn wirklich Reduktionsteilungen nachgewiesen werden können, und da nach meiner Ansicht bei den Copepoden Reduktionsteilungen im ursprünglichen Weismannschen Sinne nicht existieren, so liegt es vielleicht nahe, dieser mehr finalen Erklärung eine rein kausale zur Seite zu stellen. In einer »Theorie der Syndesis« hat Häcker (1907, S. 113 u. ff.) versucht, die Bildung bivalenter Elemente (»regelmäßige Syndesis«) als einen Spezialfall weit verbreiteter Chromosomenverkettungen (»kontinuierliche Spireme«, »unregelmäßige Chromosomenverkettungen«) darzustellen, und so wird man vielleicht berechtigt sein, diejenige Bildung bivalenter Elemente, welche zu Beginn oder noch vor der Reifungsperiode zur endgültigen numerischen Reduktion führt, ihrem Ursprung nach ebenfalls auf eine solche Chromosomenverkettung zurückzuführen.

III.

Das Keimbläschen.

Eine charakteristische Erscheinung der Wachstumsphase ist das Keimbläschenstadium im strengen Sinne des Wortes, nämlich die-

jenige Phase der Wachstumsperiode, in welcher die Färbbarkeit der Chromatinelemente in charakteristischer Weise verringert wird.

1. Wie schon im speziellen Teil gezeigt werden konnte, ist das Aussehen dieses Stadiums ein sehr verschiedenes. Bei einigen Objekten (*Heterocope saliens*, *Cyclops gracilis* u. a.) konnten die Chromosomen während des Keimbläschenstadiums noch zur Not als längsgespaltene Fadensegmente erkannt werden. Bei andern (*Cyclops phaleratus* z. B.) sind die Chromosomen während dieser Phase nur noch verwaschene Flecken (Fig. 35) oder aber, wie bei *Diaptomus salinus*, lange Stränge, welche in vielen Windungen scheinbar regellos den Kern durchziehen (Fig. 59—61) oder, wie bei *Cyclops viridis*, in allerfeinste Fäden ausgesponnen sind (Fig. 27—28). Es kommt auch vor, daß scheinbar alle färbbare Substanz in einem Nucleolus vereinigt ist und von Chromosomen nur noch undeutliche Spuren vorhanden sind (*Diaptomus castor*, *Diaptomus coeruleus* z. B.) (Fig. 83).

2. Fassen wir nun, nachdem wir die morphologische Ausbildung des Keimbläschenstadiums kennen gelernt haben, die Stellung ins Auge, welche es in dem Zyklus, den das Chromatin von Kernteilung zu Kernteilung durchläuft, einnimmt. Es fällt sogleich auf, daß dieses Stadium nicht wie ein gewöhnliches Kernruhestadium genau in der Mitte zwischen zwei vollständige Teilungsfolgen eingeschaltet ist, sondern zwischen Stadien, die infolge ihres ganzen Aussehens — in der frühen Diakinese Doppelfadensegmente, Doppelstäbchen, in der späten Diakinese Doppelstäbchen, Ringe usw. — als Prophasen (Reifungsprophasen) gedeutet werden müssen. Ferner entwickeln sich die Chromosomen der späten Diakinese aus dem Keimbläschenruhestadium nicht in der Weise, wie es nach dem Ruhestadium zu geschehen pflegt (Flemming 1879), aus einem engen feinfadigen und darauffolgenden lockeren grobfadigen Knäuel, sondern differenzieren sich ohne Vermittlung direkt aus dem Kerngerüst heraus. Drittens tritt an einigen günstigen Objekten (*Cyclops phaleratus*, *Diaptomus castor*), bei welchen auffallende Chromosomen (Heterochromosomen) sowohl in der frühen als auch in der späten Diakinese auftreten, besonders deutlich hervor, daß diese Heterochromosomen in derselben Form, welche sie in der frühen Diakinese hatten, trotz des dazwischenliegenden Keimbläschenruhestadiums auch in der späten Diakinese wieder auftreten. Die Ähnlichkeit geht so weit, daß die Bilder der späten Diakinese wie vergrößerte Abbilder der frühen Diakinese aussehen. (Vgl. S. 71.)

Endlich konnte für einige Fälle (*Heterocope saliens*, *Cyclops gracilis*) gezeigt werden, daß es zu einem völligen Verschwinden der Chromosomen und zur Bildung eines Keimbläschenstadiums überhaupt nicht kommt, daß vielmehr die Doppelfadensegmente der frühen Diakinese kontinuierlich

in die Doppelstäbchen bzw. Ringe der späten Diakinese übergehen (s. auch Häcker 1892, 1895b, Lerat 1905). Alle diese Umstände lassen es, wie ich glauben möchte, untunlich erscheinen, daß man das Keimbläschenstadium des Oocytenkerns als ein Kernruhestadium im gewöhnlichen Sinn auffaßt. Es scheint mir vielmehr aus allem hervorzugehen, daß man den ganzen Zeitraum von der Synapsis an (diese, soweit sich schon Segmente erkennen lassen, mit eingeschlossen) bis zur biserialen Anordnung als Stadium des segmentierten Knäuels betrachten kann, wenn eine solche Parallele mit einer gewöhnlichen Kernteilung überhaupt erlaubt ist. Das Keimbläschenstadium wäre dann erst »sekundär« dazwischen eingeschoben, wie Häcker (1893, S. 467) betont hat.

3. Gibt es eine Erklärung für die sekundäre Einschiebung des Keimbläschenstadiums?

Einzelne Autoren sind geneigt, die feine Verteilung des Chromatins im Keimbläschenstadium mit der sehr starken vegetativen Tätigkeit des Kerns in dieser Periode (Wachstum, Dotterbildung) in Verbindung zu bringen (Born [1892], Rückert [1892]). Demgegenüber sagt Häcker (1893, S. 486): »Der Beginn des Zellwachstums und der Dotterabscheidung ist an örtliche Verhältnisse gebunden und hat nicht einen bestimmten, zwischen Dispirem und feinfadigem Knäuel gelegenen Verteilungszustand des Chromatins und ebensowenig eine bestimmte Anordnung und Anzahl von Nucleolen zur Voraussetzung.« Auch Lubosch (1902, 1903) kommt nach eingehender Prüfung aller in Betracht kommender Angaben zu dem Schluß, daß das »Keimbläschenstadium« nicht Ursache, sondern Folge der Dotterbildung ist. Diese führt nämlich die neuen Bedingungen herbei, denen der Kern seine morphologischen Verhältnisse anpaßt.

Meine eigenen Untersuchungen haben gezeigt, daß ein direkter Zusammenhang zwischen dem besonderen Verhalten der färbbaren Substanz im Keimbläschenstadium und der Dotterbildung kaum angenommen werden kann. Es kann die färbbare Substanz während der Dotterbildung fein verteilt sein (*Cyclops fuscus*, *albidus* usw.) oder ist in Chromosomen (*Cyclops gracilis* z. B.) oder Nucleolen (*Diaptomus castor*, *Diaptomus coeruleus*) konzentriert. Auch Eier, welche keinen Dotter bilden, können ein Keimbläschenstadium zeigen (Goldschmidt 1908), woraus wohl am besten die relative Unabhängigkeit beider Phänomene hervorgeht.

Häcker hat ferner (1893) im Anschluß an seine Beobachtungen über das Keimbläschen die Ansicht ausgesprochen, daß dieses Stadium sekundär da eingeschoben wurde, wo der Übergang von der kontinuierlichen zur periodischen Eiablage stattfand, wo also eine Stauung der Geschlechtsprodukte zustande kam. Meine Beobachtungen an den Copepoden stim-

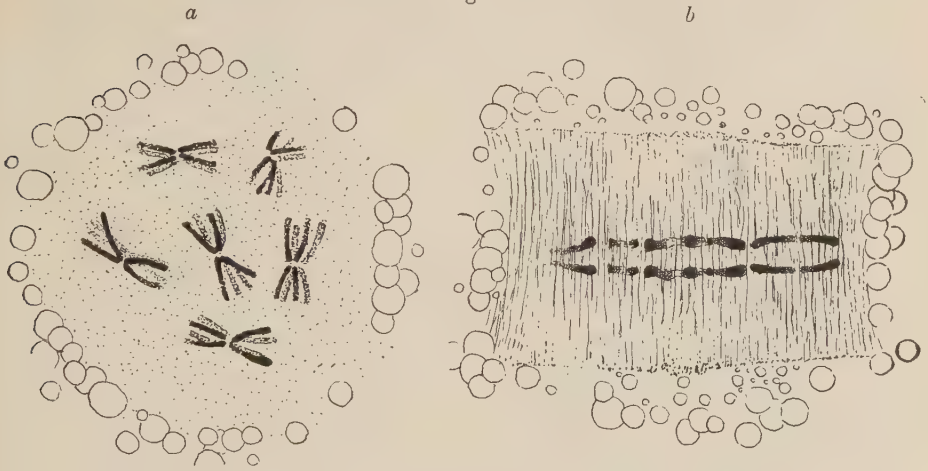
men damit wohl überein. Es hat sich nämlich gezeigt, daß bei den Objekten, wo eine Persistenz der Doppelfadensegmente auch während des Keimbläschenstadiums verfolgt werden konnte (*Cyclops gracilis*, *Heterocope saliens*, *Canthocamptus staphylinus*, Häcker [1895]), mit jeder Eiablage verhältnismäßig wenig Eier zur Ablage kommen, bei *Cyclops gracilis* 4—15, bei *Heterocope saliens* 10—26 bzw. 10—12 (s. S. 50), bei *Canthocamptus staphylinus* bis zu 20 Stück. Dafür erfolgen die Eiablagen auch ziemlich schnell nacheinander. So fand Häcker (1899, S. 95) bei *Canthocamptus staphylinus*, daß nach dem Absetzen einer Brut 4—5 Tage bis zum Absatz einer zweiten Brut vergingen.

Bei andern Copepoden dagegen, bei denen im Keimbläschenstadium die Chromosomen völlig schwinden oder nur noch in Spuren vorhanden sind (besonders *Diaptomus castor*, *Diaptomus coeruleus*, *Cyclops insignis*, *Cyclops fuscus*, *Cyclops albidus*), werden mit jeder Ablage viele Eier abgelegt. So zählte ich bei *Diaptomus castor* etwa 50, bei *Cyclops insignis* 40—60, bei *Cyclops fuscus* 30—50 und bei *Cyclops albidus* etwa ebensoviel. Zwischen den einzelnen Ablagen sind, wie ich wenigstens bei einigen dieser Formen mit Bestimmtheit beobachtete, lange, z. T. monatelange Pausen eingeschaltet, während deren das Material zur nächsten Ablage sich allmählich in den Ovidukten sammelt. Es ist nun sicher, daß im ersten Fall, wo die Periodizität der Eiablage noch nicht so ausgeprägt ist, die Eier der aufeinanderfolgenden Ablagen wenig gestaut werden, da ein Eisatz dem andern schnell Platz macht. Dagegen ist im zweiten Fall, wo für jede Ablage eine große Menge von Eiermaterial vorbereitet werden muß, eine Anstauung des Materials unvermeidlich. Die Folge ist die scheinbare Rückbildung der frühdiakinetischen Chromosomen: ich möchte sagen, der Kern sucht zu einer stabileren Stufe der Chromatinverteilung, welche an die Anordnung der Kernsubstanzen im typischen »Ruhestadium« erinnert, zurückzukehren. Die Erscheinung, daß ausgebildete Chromosomen, wenn sie aus irgend einer Ursache allzulange im teilungsbereiten Stadium verweilen müssen, sich ihres Chromatins entledigen und dabei mehr oder weniger unsichtbar werden, findet man auch sonst. Besonders beweisend scheint mir ein Fall zu sein, den ich selbst beobachtete. Es gelingt bei Copepoden — ♀♀, die ihre Eier ablegen wollen, den ganzen Eisatz oder wenigstens den größten Teil desselben in den Ovidukten in unbefruchtetem Zustand zurückzuhalten, wenn man die ♀♀ bei der Ablage durch Herumhetzen beunruhigt[1]). (Schiller [1909] hat dasselbe durch Behandlung der

[1]) Ich habe diesen Versuch gemacht, um zu sehen, ob in einem solchen Fall nicht doch auch die Reifungsteilungen im Ovidukt einsetzen könnten (vgl. S. 83).

♀♀ mit Äther erzielt). Dadurch wird der Prozeß der Eireifung unterbrochen und die Chromosomen behalten die biseriale Anordnung bei. Man kann nun zunächst bemerken, daß die Ditetraden der biserialen Anordnung sich noch mehr individualisieren, indem Querkerbe, primärer und sekundärer Längsspalt noch deutlicher werden (Textfig. 24). Sodann treten aber in den Ditetraden kleine Bläschen auf (Textfig. 25), welche das dichte Gefüge derselben lockern und ihre deutlichen Umrisse verschwimmen machen. Diese kleinen und kleinsten Bläschen scheinen größere Bläschen zu bilden, so daß man am Schluß dieses Entwicklungsganges, statt einer biserialen Anordnung von Chromosomen, eine biseriale Anordnung von Bläschen vor

Textfig. 24.



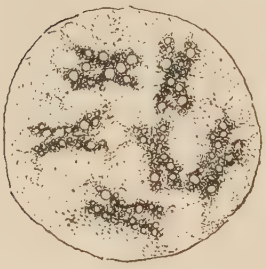
Biseriale Anordnung von *Cyclops viridis*. *a*. von oben. *b*. von der Seite.

sich hat (Textfig. 26). Zuletzt vereinigen sich die Chromosomenbläschen zu einer Art ruhendem Kern (Textfig. 27). In dieser Periode beginnen auch schon die Dottermassen der zurückgehaltenen Eier miteinander zu verschmelzen und zu unregelmäßigen Fragmenten zu zerfallen. Ferner konnte ich auch beobachten, daß die kompakten Chromosomen des Rk I sich rhizopodenartig verästeln können (vielleicht auch unter Bläschenbildung), so daß der ganze Rk I aussieht wie ein ruhender Kern (Textfig. 19).

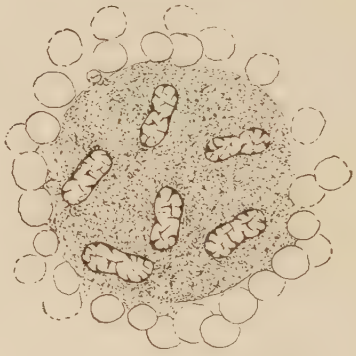
Hierher scheinen mir auch die Fälle zu gehören, in welchen zwischen erster und zweiter Reifungsteilung ein mehr oder weniger langer Zeitraum verstreicht. In allen diesen Fällen ist auch zwischen erster und zweiter Reifungsteilung ein mehr oder weniger deutlich ausgeprägtes Ruhestadium des Kerns zu finden, d. h. es wird auch hier in dem Kern eine stabilere Verteilung des Chromatins angestrebt.

Eine andre Erscheinung des Keimbläschenstadiums, nämlich die außerordentliche Größe des Keimbläschens und die starke Chromatinproduktion in diesem Stadium, haben R. Hertwig (1906, 1907, 1908) und

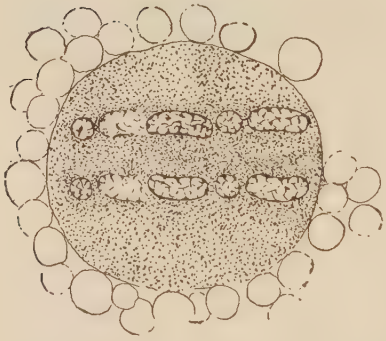
Textfig. 25.



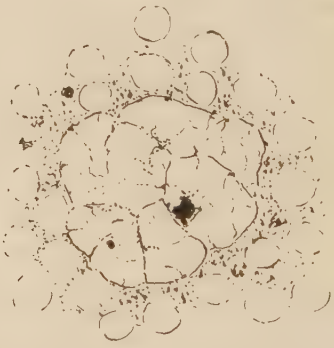
Textfig. 26*a*.



Textfig. 26*b*.



Textfig. 27.



Umwandlung der Ditetraden in Bläschen und Vereinigung derselben zu einer Art ruhendem Kern.

seine Schüler Popoff (1907a, 1908) und Wassilieff (1907) zu erklären versucht.

Hertwig insbesondere hat im Anschluß an seine Studien über die Kernplasma-Relation den Versuch gemacht, die Wachstumsphase der Geschlechtszellen durch einen Vergleich mit den Depressionszuständen der Protozoen verständlich zu machen. Bei diesen werden nämlich die Zeiten lebhaftester Vermehrung und Assimilation durch Zustände unterbrochen, in welchen alle Funktionen darniederliegen und der Kern abnorm vergrößert ist. Auch bei den Geschlechtszellen folgt nach Hertwig auf eine Zeit leb-

haftester Vermehrung (Vermehrungsperiode) ein Zustand der Zelle (Oocyte, Spermatocyte), in welchem die Zellteilungen völlig aufhören, also eine Art Depression. Diese wird hervorgerufen durch periodisch eintretende Kernplasmaspannungen im Gefolge unterdrückter Teilungen (Synapsis, Tetradenstadium). Die unterdrückten Teilungen rufen eine starke Chromatinanhäufung in den wachsenden Geschlechtszellen hervor.

Popoff bewegt sich in ähnlichen Gedankengängen. Er nimmt an, daß es schon in der Vermehrungsperiode zu Depressionen und unterdrückten Teilungen kommt, welche jedesmal durch das Auftreten gelappter und verästelter Kerne gekennzeichnet sind. Es gelingt den Geschlechtszellen zunächst noch, durch Resorption von Kernmaterial die Depression wieder notdürftig zu beheben. Dann wird aber in der Synapsis ein Anlauf zur Teilung vereitelt und fernerhin in der Wachstumsperiode, je im Stadium der Ausbildung längsgespaltener Segmente (*Noyaux diplotènes*) und dann auch bei der Tetradenbildung eine Teilung unterdrückt. Es folgen dann Stadien, welche zur Auflösung der Tetraden und zur Rückkehr des Kerns in den Zustand seiner Verteilung des Chromatins führen und von einem äußerst intensiven Wachstum des Kerns und der Oocyte begleitet sind. Durch die vielen in der Teilungs- und Wachstumsperiode aufeinanderfolgenden unterdrückten Teilungen kommt die germinative Zelle in einen Zustand tiefster Depression, sie wird »reif«. Von außen zugeführte Nahrung kann nicht mehr auf die höhere synthetische Stufe des Plasmas gebracht werden, sondern bleibt als eine synthetische niedrigere Gruppe (Dotter, Glykogen usw.) im Zellplasma eingelagert.

Diesen Theorien gegenüber möchte ich zunächst daran erinnern, daß man zur Erklärung jenes Komplexes von Erscheinungen, die für die »Depression« der Protozoen charakteristisch sind (Kernvergrößerung, verminderte Teilungsfähigkeit, körperliche Degeneration), nicht unbedingt zu der Lehre von der Kernplasma-Relation zu greifen braucht. Ich selbst habe bei Kulturen von *Hydra* an der die Hydren bewohnenden *Trichodina pediculus* eine Anzahl dieser Erscheinungen beobachtet, möchte sie aber auf Bakterienüberwucherungen, unzureichende oder ungeeignete Nahrung, Schädigungen beim Wasserwechsel zurückführen und nicht auf Verhältnisse der inneren Konstitution (Popoff 1908).

Sodann konnte ich ebensowenig wie Moroff (1909) bemerken, daß bei den Copepoden in der Vermehrungsperiode Anzeichen vorliegen, welche auf eine Depression hindeuten (Amitosen, gelappte, verästelte Kerne). Es konnten nie abnorme Vorgänge bei der Zellteilung konstatiert werden. Ferner fehlt bei den Copepoden jeder Anhaltspunkt dafür, daß die Synapsis, das diplotene Stadium und das Stadium der frühdiakinetischen Tetra-

den (Fig. 34, 76, 77) je eine unterdrückte Teilung repräsentieren. Ich halte vielmehr, wie ich oben angeführt habe, die Synapsis für ein vorbereitendes Stadium der ersten Reifungsteilung, das zum größten Teil dem »segmentierten Knäuel« Flemmings (1879) entspricht, und dasselbe gilt für die beiden andern genannten Stadien. Deshalb dürfte das »Keimbläschenstadium« wohl kaum mit einer unterdrückten Teilung im Zusammenhang stehen, denn gerade bei den Copepoden sind ja ganz sichere Hinweise darauf vorhanden, daß das »Keimbläschenstadium« erst sekundär eingeschaltet ist (vgl. S. 101). Anders verhält sich die Sache mit den Teilungsanläufen, die zuerst von Selenka (1881/82) bei Seeplanarien und von Meves (1895) bei *Salamandra* beobachtet wurden und welche tatsächlich in gewissem Umfang eine Deutung im Sinne Hertwigs und Popoffs erlauben.

IV.

Die Reifungsteilungen.

Als vierter Punkt sei einiges über den allgemeinen Charakter und insbesondere die rasche Aufeinanderfolge der Reifungsteilungen hinzugefügt (vgl. Häcker 1899, S. 104). Vor allem die Auffassung, daß eine derselben eine »Reduktionsteilung« ist, hat dazu beigetragen, daß sie in allen Theorien über Reduktion, Vererbung usw. eine große Rolle spielen. Nun konnte ich es aber für meine Objekte, die Copepoden, sehr wahrscheinlich machen, daß beide Reifungsteilungen im wesentlichen typische Längsteilungen sind (Prääquation—Postäquation), und es würden sich also in diesem Punkt die Reifungsteilungen von gewöhnlichen Mitosen nicht unterscheiden. Dagegen ist ganz ausschließlich für die Reifungsteilungen speziell der Metazoen charakteristisch, daß zwei Teilungen rasch aufeinanderfolgen, ohne daß zwischen die erste und zweite Teilung irgendwelche vorbereitende Stadien eingeschoben wären. Ferner ist es ein durchaus abweichendes Verhalten, daß der Längsspalt, welcher der zweiten Teilung angehört, schon so früh erscheint (in der Diakinese, spätestens in der Anaphase I), daß also die vorbereitenden Stadien der zweiten Teilung zwischen die vorbereitenden Stadien der ersten Teilung hineinverlegt erscheinen und mit diesen gemeinsam ablaufen. Deshalb sind auch schon die Chromosomen in vorbereitenden Phasen der Teilung (Diakinese, biseriale Anordnung) auf dem Querschnitt vierwertig, statt zweiwertig wie in den Teilungsprophasen gewöhnlicher Mitosen. Alles in allem würde also die ganze Reifungsphase, d. h. der Zeitraum von der letzten Teilung der Ureizellen bis zum Abschluß der zweiten Reifungs-

teilung, aus zwei ineinandergeschobenen Kernteilungen bestehen, so daß sowohl die Prophasen dieser Teilungen als auch die Teilungen selbst gemeinsam durchlaufen werden. Die vereinzelten Anläufe zu Mitosen, die tatsächlich bei einzelnen Objekten in den Prophasen der Reifungsteilungen zur Beobachtung gelangt sind (Selenka 1881/1882, Meves 1895), scheinen mir auch zugunsten dieser Annahme zu sprechen. Es können diese Befunde vielleicht als phylogenetische Reminiszensen aufgefaßt werden. Meves (1895) sagt geradezu: »Das Auftreten dieser Phasen der Reifungsteilung wird verständlich, wenn man sie als Rückschläge auf frühere Stufen der phylogenetischen Entwicklung auffaßt, die wahrscheinlich unter abnormen Bedingungen wieder zum Vorschein kommen.« Vielleicht erfolgten also die Teilungen der Reifungsperiode ursprünglich wie gewöhnliche Mitosen nacheinander und schlossen sich dicht an die letzte Teilung der Oogonien bzw. Spermatogonien an. Aus Gründen physiologischer oder phylogenetischer Natur mag es dann zu einer Abtrennung von den oogonialen Teilungen, und zwar zu einer Zusammenschiebung beider Teilungsprozesse gekommen sein.

V.

Spezifische Chromosomenzahlen, Heterochromosomen, Chromosomenformen und Nucleolen.

Zum Schluß sollen noch einige Erscheinungen besprochen werden, welche zwar auch dazu beitragen, der Reifungsperiode ihr charakteristisches Aussehen zu verleihen, aber unter sich und mit den andern Erscheinungen der Reifungsperiode nicht allzuviele Beziehungen aufweisen.

1. Spezifische Chromosomenzahlen.

Wie aus der Aufzählung der spezifischen Chromosomenzahlen bei den Copepoden S. 57 u. 58 hervorgeht, ist die Chromosomenzahl beinahe von Spezies zu Spezies wechselnd, innerhalb der Spezies aber ziemlich konstant. Nahe verwandte Formen pflegen allerdings gleiche Chromosomenzahl zu haben, *Cyclops fuscus* und *Cyclops albidus* je 7, *Cyclops strenuus* und *Cyclops insignis* je 11, *Cyclops Dybowskii* und *Cyclops bicuspidatus* je 9, *Cyclops phaleratus* und *Cyclops affinis* je 6 + 1 »*h*«, *Heterocope weismanni* und *Heterocope saliens* je 16, viele Diaptomiden 17; aber andrerseits hat der *Cyclops fuscus* var. *distinctus* 5 + 1 »*h*« oder seltener 6 + 1 »*h*«, während *Cyclops fuscus* 7 hat; *Cyclops Leuckarti* hat 7 Chromosomen und der ihm am nächsten stehende *Cyclops Dybowskii* 9 Chromosomen; *Cyclops viridis* hat 6, sein Verwandter *Cyclops vernalis* dagegen 5 oder 5 + 1 »*h*« Chromosomen. Neben

der häufigeren Zahl 17 bei Diaptomiden kommt bei einzelnen Arten auch die Zahl 16 und 14 vor. Auch innerhalb der Spezies kann die Chromosomenzahl variieren. Neben der Zahl 5 + 1 »*h*« fand ich bei *Cyclops fuscus* var. *distinctus* auch als seltenen Fall die Zahl 6 + 1 »*h*«. Neben 5 Chromosomen scheinen bei *Cyclops vernalis* 5 + 1 »*h*« gerade so häufig vorzukommen. Bei einer Freiburger Form von *Cyclops viridis* hat Häcker vielfach zwei Mikrochromosomen gefunden, während solche bei den mir vorliegenden Rassen nicht auftreten.

Wenn nun auch tatsächlich zwischen den spezifischen Chromosomenzahlen der Copepoden und ihrer verwandschaftlichen Stellung gewisse Beziehungen bestehen, wie dies Braun (1909) gezeigt hat, so möchte ich persönlich kaum glauben, daß man auf Grund der spezifischen Chromosomenzahlen sehr weittragende Schlüsse deduktiver Art bezüglich der verwandtschaftlichen Beziehungen der Spezies ziehen kann. Denn wie die oben angegebenen Zahlen beweisen, ist die Chromosomenzahl eine Eigenschaft, welche innerhalb engerer Formengruppen, ja sogar innerhalb derselben Art einer beträchtlichen Variabilität unterworfen sein kann.

2. Heterochromosomen.

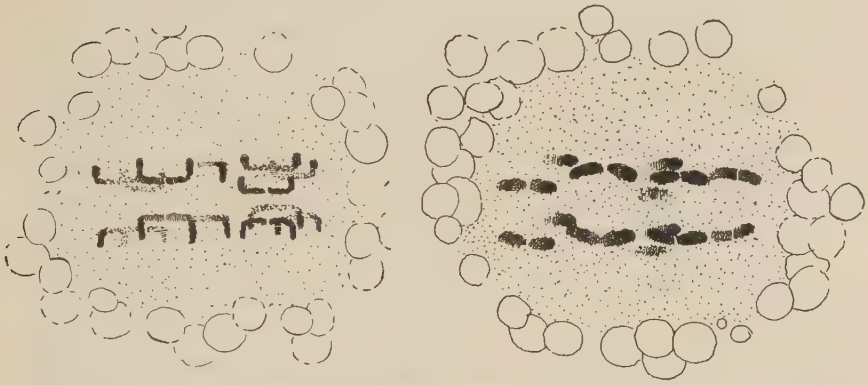
Die Untersuchung der Copepoden hat eine überraschende Fülle dieser merkwürdigen Gebilde zutage gefördert. In der Aufzählung auf S. 57 u. 58 sind diese Fälle angeführt. Leider konnte ich nur bei *Cyclops phaleratus* und *Diaptomus castor* das Heterochromosom in seinen Schicksalen genauer verfolgen. Es hat sich gezeigt, daß das Heterochromosom von *Diaptomus castor* drei Ditetraden darstellt, welche in ihrer Metamorphose, namentlich was das verspätete Auftreten des primären und sekundären Längsspaltes anbetrifft, hinter den gewöhnlichen Ditetraden zurückbleiben und sich schon dadurch sowie durch die Neigung, eine ringähnliche Figur durch Zusammenbiegen ihrer Enden zu bilden, von den übrigen Chromosomen unterscheiden. Bemerkenswert sind vor allem auch vereinzelte Fälle, in welchen die drei Ditetraden unter Aufgabe ihrer Individualität tatsächlich zu einem einzigen geschlossenen Ringe zusammengeflossen waren (Fig. 90 bei »*h*«).

Von allgemeinem Interesse scheinen mir auch die Beobachtungen über das Heterochromosom in den Reifungsteilungen von *Cyclops phaleratus* zu sein. Aus diesen geht hervor, daß in den reifen Eikern bald nur sechs Chromosomen, bald 6 + 1 »*h*« eingehen, während merkwürdigerweise in den Prophasen der Reifungsteilungen stets 6 + 1 »*h*« zum Vorschein kommen. Wenn nun nicht der Samenkern (auf dem Wege selektiver

Befruchtung) die jedesmalige Regulierung der Chromosomenzahl besorgt[1]), was ich wegen der Kompliziertheit des Prozesses für wenig wahrscheinlich halte, so stehen hier offenbar der Individualitätslehre gewisse Schwierigkeiten im Wege, während die Anschauungen von Delage (1899) (Regulationshypothese) oder von Fick (1905) (Manövrierhypothese) hier einigermaßen einen Ausweg bieten würden.

Die Befunde bei *Cyclops vernalis* endlich, wo das Heterochromosom neben den typischen fünf Ditetraden auftauchen oder fehlen kann, scheinen mir wie gewisse Erscheinungen bei *Diaptomus castor* (verspätetes Auftreten des Längsspalts) dafür zu sprechen, daß das Heterochromosom ein dege-

Textfig. 28. Textfig. 29.



Biseriale Anordnung von *Cyclops strenuus* seitlich, um die verschiedene Form der Chromosomen zu zeigen.

nerierendes, im Abbau begriffenes Chromosom ist (vgl. Häcker 1907, S. 52), dem jedenfalls — wenigstens bei den Copepoden — keine besondere Bedeutung (Geschlechtbestimmung z. B.) zugeschrieben werden kann. Die Größenunterschiede der Chromosomen, die man da und dort bei Copepoden findet (vgl. Textfig. 9, 12, 13, 14), möchte ich samt und sonders auf heterochrone Entwicklung zurückführen.

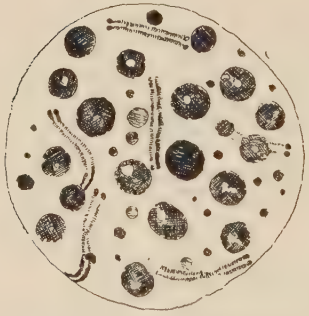
3. Es hat sich gezeigt, daß beinahe jede Spezies ihre besondere Chromosomenform in der späten Diakinese bzw. biserialen Anordnung besitzt. Arten, welche besonders zur Varietätenbildung neigen, so z. B. *Cyclops strenuus*, variieren auch in der Chromosomenform. Dies geht so weit, daß jede Lokalvarietät ein besonderes Verhalten zu zeigen scheint. (Vgl. die Textfig. 8, 28, 29 von *Cyclops strenuus*). Ob

[1]) In der Weise, daß Eier mit sechs Chromosomen stets durch Samenzellen mit 6 + 1 »*h*« Chromosomen und umgekehrt befruchtet werden.

allerdings die äußeren Lebensbedingungen direkt oder indirekt die Chromosomenform beeinflussen können, vermag ich nicht zu entscheiden[1]).

4. Von großer Bedeutung für den äußeren Anblick, den die Reifungsperiode gewährt, sind die Nucleolen der unreifen Eier. Was nun zunächst ihre Form anbelangt, so ist diese äußerst wechselnd. Doch gilt auch hier, daß die Tiere einer Spezies von einem bestimmten Fundort auch in bezug auf die Form der Nucleolen übereinstimmen. Sodann gilt ganz im allgemeinen, daß man bei *Diaptomus* und *Heterocope* meist rundliche Nucleolen findet, bei *Cyclops* dagegen alle denkbaren Nucleolenformen (rundliche, eckige, bandförmige usw.) vorkommen. Erstere leben meist in den gleichförmigen Verhältnissen größerer Gewässer, letztere unter den äußerst wechselnden Bedingungen, welche in den kleineren Wasseransammlungen (Tümpel, Gräben usw.) herrschen. Ganz ähnlich verhält es sich mit der Zahl der Nucleolen. Auch hier verhalten sich die Tiere je nach den äußeren Bedingungen verschieden. Die unter gleichmäßigen Verhältnissen lebenden *Diaptomus*- und *Heterocope*-Arten haben meist einen großen Nucleolus. Die Cyclopiden dagegen können auch mehrere (Fig. 25 u. 26) bis sehr viele (Textfig. 30) Nucleolen besitzen. Er geht aus diesen Beobachtungen vielleicht hervor, daß die Einflüsse der Lokalität (Nahrung, Beschaffenheit des Wassers usw.) nicht ohne Einfluß auf die Form und Zahl der Nucleolen sind. Dieses Verhalten der Nucleolen scheint mir im ganzen zugunsten der Secretionstheorie (Häcker) und weniger zugunsten der Reservestofftheorie (Strasburger) oder Transportationstheorie (Fick) zu sprechen. Auch bei meinen sonstigen Beobachtungen über die Schicksale der Nucleolen sind mir keine der Secretionstheorie entgegenstehende Schwierigkeiten in den Weg getreten.

Textfig. 30.



Spätdiakinetischer Kern von *Cyclops bicuspidatus* var. *odessana* mit einer Menge von Nucleolen.

[1]) Die Möglichkeit einer derartigen Beeinflussung muß allerdings im Auge behalten werden in Hinsicht auf die Tatsache, daß man bei verschiedenen Objekten imstande war, durch Eingriffe chemischer und mechanischer Art die Chromosomenform zu beeinflussen. Ich erinnere an die Befunde von R. Hertwig (1896) an strychnisierten Seeigeleiern, von Nemec (1904) an chloralisierten Wurzelspitzen der Zwiebel, von Häcker (1900) und Schiller (1907, 1909) an ätherisierten (usw.) Furchungseiern von *Cyclops*.

Zusammenfassung der Darlegungen des allgemeinen Teils.

Die Reifungsperiode, d. h. der Zeitraum von dem auf die letzte Teilung der Oogonien folgenden Ruhestadium bis zum Abschluß der zweiten Reifungsteilung, ist durch eine Reihe von Erscheinungen ausgezeichnet, welche sie durchaus von gewöhnlichen Zellteilungen zu unterscheiden scheinen. Ich habe versucht, diesen Komplex von Erscheinungen in gewisse Gruppen zu sondern, und bin dabei zu folgenden Ergebnissen gelangt:

Die Synapsis ist ein einleitendes Stadium der ersten und zweiten Reifungsteilung und entspricht dem dünnfadigen bis dickfadigen Knäuel (Flemming). Die im dickfadigen Stadium auftretende longitudinale Teilung ist eine wirkliche Längsteilung. Die einseitige Kontraktion des Knäuels ist eine nebenhergehende Erscheinung, der keine größere Bedeutung zukommt.

Die vorläufige numerische Reduktion erfolgt durch unvollkommene Segmentierung des Chromatinfadens in zweiwertige oder bivalente Elemente (Pseudo- oder Scheinreduktion nach Rückert und Häcker).

Die endgültige Reduktion erfolgt nicht während der Reifungsperiode, vielmehr läßt sich durch beide Reifungsteilungen hindurch die die Bivalenz andeutende Querkerbe verfolgen. Wann die endgültige numerische Reduktion erfolgt, kann nur durch genauere Untersuchung der Embryonalentwicklung entschieden werden. Deshalb sind die erste und die zweite Reifungsteilung Längsteilungen nach Art der typischen Mitosen, nur daß immer zwei Elemente (bivalente Elemente) gemeinsam die mitotischen Prozesse durchlaufen.

Die ganze Reifungsperiode, also der Zeitraum von dem auf die letzte Teilung der Oogonien folgenden Ruhestadium bis zum Abschluß der zweiten Reifungsteilung, besteht aus zwei ineinandergeschobenen typischen Kernteilungen, so daß die Prophasen dieser Teilungen großenteils gemeinsam durchlaufen werden.

Das Keimbläschenstadium ist wohl nur ein sekundäres, eigentümlich metamorphosiertes Stadium des segmentierten Knäuels oder der Diakinese, hervorgerufen durch das lange Verweilen (die Stauung) der Eizellen im Ovar bzw. Ovidukt.

September 1909.

Literaturverzeichnis.

Bluntschli, K. 1904. Beobachtungen am Ovarialei der Monascidie Cynthia microcosmus Morph. Jahrb. 32. S. 391—450.

Born, G. 1892. Über die Reifung des Amphibieneis. Anat. Anz. 7. S. 803—811.

Boveri, Th. 1892. Befruchtung. Erg. Anat. Entw. 1. S. 386—485.

— 1904. Die Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena. Fischer.

Braun, H. 1907. Über die spezifischen Chromosomenzahlen in der Gattung Cyclops. Zool. Anz. 32. S. 407—412.

— 1909. Die spezifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung Cyclops. Arch. f. Zellf. 3. S. 449—482.

Carnoy, J. B. 1886. La vésicule germinative et les globules polaires chez l'Asc. mégalocéph. Cellule 2. S. 1—80.

Claus, C. 1893. Neue Beobachtungen über die Organisation und Entwicklung von Cyclops. Arbeit. Zool. Instit. Wien. 10. S. 283—356.

Delage, Y. 1899. La fécondation mérogonique et ses résultats. Comptes rendus 129. S. 645—648.

D'Hollander. 1904. Recherches sur l'ovogenèse et sur la structure et la signification du noyau vitellin de Balbiani chez les oiseaux. Arch. d'anat. Microsc. 7. S. 117—180.

Farmer, J. B., Moore, J. E. S., Walker, C. E. 1904. Über die Ähnlichkeit zwischen den Zellen maligner Neubildungen beim Menschen und denen normaler Fortpflanzungsgewebe. Biol. Zentralbl. 24. S. 1—7.

Fick, R. 1893. Die Reifung und Befruchtung des Axolotleis. Zeitschr w. Zool. 56. S. 529—614.

— 1905. Betrachtungen über Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. Anat. Supplem. S. 179—278.

— 1908a. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Merkel-Bonnets Erg. Anat. Entw. S. 1—140.

— 1908b. Zur Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. 1. S. 604—612.

Flemming, W. 1879. Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. mikr. Anat. 16. S. 302—436.

— 1895. Über die Wirkung der Chromosmiumessigsäure auf Zellkerne. Arch. mikr. Anat. 45. S. 162—166.

Giardina, A. 1902. Sui primi stadi dell'oogenesi e principalemente sulli fusi di sinapsi. Anat. Anz. 21. S. 293—308.

Goldschmidt, R. 1908a. Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceolatum. Arch. Zellforsch. 1.

— 1908b. Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen? Arch. Zellforsch. 1. S. 620.

Gräter, A. 1903. Die Copepoden der Umgebung Basels. Revue Suisse 11. S. 419—541.

Grégoire, V. 1905. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation. Cellule 22. S. 219—376.

Gruber, A. 1878a. Über zwei Süßwasser-Calaniden. Diss. Leipzig.

— 1878b. Die Bildung der Eisäckchen bei den Copepoden. Zool. Anz. 1. S. 247.

— 1879. Beiträge zu Kenntnis der Generationsorgane der freilebenden Copepoden Zeitschr. w. Zool. 32. S. 407—442.

Häcker, V. 1892. Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. 5. S. 211—248.

— 1893. Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. m. Anat. 41. S. 452—492. 42. S. 279—310.

— 1895a. Zur Frage nach dem Vorkommen der Scheinreduktion bei den Pflanzen. Arch. m. Anat. 46. S. 740—743.

— 1895b. Die Vorstadien der Eireifung. Arch. m. Anat. 45. S. 200—273.

— 1895c. Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestand teile während der Embryonalentwicklung von Cyclops. Arch. m. Anat. 46. S. 579—618.

— 1897. Über weitere Übereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. Biol. Zentralbl. 17. S. 689—705; 721—745.

— 1899. Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena. G. Fischer.

— 1901. Über die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees. Freiburg.

— 1902. Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. 37. S. 297—395.

— 1904a. Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb. Supplem. 7. S. 161—256.

— 1904b. Über die in malignen Neubildungen auftretenden heterotypischen Teilungsbilder. Biol. Zentralbl. 24. S. 787—797.

— 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zool. 1. S. 1—136.

Hertwig, R. 1896. Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleis. Festschr. f. Gegenbaur 2. S. 33—86.

— 1906. Über die Ursache des Todes. Allg. Ztg. Nr. 288—289.

— 1907. Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzungsbericht Ges. Morph. Physiol. München.

— 1908. Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. Zellf. 1.

Ishikawa. 1891. Studies of Reproductive Elements. I. Spermatogenesis, Oogenesis and Fertilization in Diapt. Sp. Journal of the College of Science, Imperial University Tokio 5. S. 1—34.

Korschelt, E. und Heider, K. 1903. Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena. G. Fischer.

Kühn, A. 1908. Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex De Geer und Polyphemus pediculus De Geer. Arch. f. Zellf. 1. S. 538—586.

Lams, H. 1907. Contribution à l'étude de la genèse du vitellus dans l'ovule des Amphibiens. Arch. Anat. Microsc. 9. S. 607—663.

Lerat, P. 1905. Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. Cellule 22. S. 160—199.

Lubosch, W. 1902a. Über die Eireifung der Metazoen, insbes. über die Rolle der Nucleolarsubstanz und die Erscheinung der Dotterbildung. Erg. Anat. Entw. 11. S. 709—783.

— 1902b. Über die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneis nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Jen. Zeitschr. 37. S. 217—296.

Marcus, H., 1908. Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. Arch. m. Anat. 71. S. 695—774.

Matscheck, H. 1909. Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Zool. Anz. 34. S. 42—54.

Meves, Fr. 1895. Über eigentümliche mitotische Prozesse in jungen Oocyten von Salamandra maculosa. Anat. Anz. 10. S. 635—645.

— 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene, nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. m. Anat. 70.

— 1908. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen. Arch. Zellf. 1. S. 612—619.

Montgomery, Th. H. 1901. A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Trans. Amer. Philos. Soc. 20. S. 154—236.

Moore, J. E. V. 1895. On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. of Micr. Sc. 38. S. 275—313.

Moroff. 1909. Oogenetische Studien. I. Copepoden. Arch. Zellf. 2.

Nemec, B. 1904. Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Botan. 39. S. 645—730.

Paulcke, W. 1900. Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Apis mellifica ♀. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. 14. S. 177—202.

Popoff, M. 1907a. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix usw. Arch. m. Anat. 70. S. 43—129.

— 1907b. Depression der Protozoenzellen und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. Protistk. Festschr. f. R. Hertwig. Suppl. 1. S. 43—83.

— 1908. Experimentelle Zellstudien. Arch. Zellf. 1. S. 245—379.

Rath, O. vom. 1892. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa. Arch. m. Anat. 40. S. 102—132.

— 1895. Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. m. Anat. 46. S. 168—238.

Rawitz, B. 1895. Centrosoma und Attraktionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. Arch. m. Anat. 44. S. 455—479.

Rückert, J. 1892. Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeis bei Selachiern. Anat. Anz. 7. S. 107—158.

— 1894a. Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte. 4. S. 261—351.

— 1894b. Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Erg. Anat. Entw. 3. S. 517—583.

— 1895. Zur Befruchtung von Cyclops strenuus. Anat Anz. 10. S. 708—725.

Scheffelt, E. 1908. Die Copepoden und Cladoceren des südlichen Schwarzwaldes. Arch. Hydrobiol. Planktonkde. 4. S. 91—164.

Schiller, J. 1908. Über künstliche Hervorrufung von Vierergruppen bei Cyclops. Zool. Anz. 32. S. 616—621.

— 1909. Über künstliche Erzeugung primitiver Kernteilungsformen bei Cyclops. Arch. Entwicklungsmech. 27. S. 559—609.

Schmeil, O. Deutschlands freilebende Süßwassercopepoden.
1892. 1. Teil. Cyclopidae. Bibliothec. Zoolog. 4.
1893. 2. » Harpacticidae. Bibliothec. Zoolog. 5.
1896. 3. » Centropagidae. Bibliothec. Zoolog. 8.

Schönfeld, H. 1900. La spermatogénèse chez le taureau. Bibliogr. An. Nicol. 8. S. 74—98.

Schreiner, A. und K. E. 1907. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. IV. Die Reifung der Geschlechtszellen von Enteroxenos Oestergreni. Bonn.
Videnskr. Selsk. Skrifter. Math. Naturw. Kl. 2. S. 1—25.
Selenka. 1881. Über eine eigentümliche Art der Kernmetamorphose. Biol. Zentralbl. 1. S. 492—497.
Sidorow, S. A. 1905[1]). Die zweite Karyokinese der Eireifung von Cyclops strenuus und die Rolle des zweiten Richtungskörpers während der Befruchtung und Fragmentierung. Trudy stud. Kružkadlă isslêdow. rusk. prirody Moskv. 2. S. 134.
Stricht, van der. 1904. La structure de l'œuf des Mammifères. Première Partie. L'oocyte au stade d'accroissement. Arch. de Biol. 21. S. 1—101.
Vosseler, J. 1886. Die freilebenden Copepoden Württembergs und der angrenzenden Gegenden. Jahresh. Ver. Vaterl. Naturkde. Württemberg. 41. S. 167—204.
Waldeyer. 1901—1903. Die Geschlechtszellen. Handb. d. vergl. und exper. Entwicklungslehre der Wirbelthiere. 1. S. 86—476.
Wassilieff, W. 1907. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. m. Anat. 70.
Weismann, A. 1876. Das Tierleben im Bodensee. Lindau.
— 1887. Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung bei der Vererbung. Jena.
Wilson, E. B. 1900. The Cell in Developement and Inheritance. New-York.
Winiwarter, H. von. 1900. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères. Archiv. de Biol. 17. S. 33—199.
Wolf, E. 1905. Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. Zool. Jahrb. 22. S. 1—180.
Woltereck, R. 1898. Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneis. Zeitschr. w. Zool. 64. S. 596—623.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IV—VIII.

Sämtliche Figuren wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe gezeichnet.

Die angewandte Vergrößerung ist immer Zeiss hom. Imm. $^1/_{12}$ Comp. Oc. 12. Die nachträgliche Verkleinerung bei der Reproduktion beträgt $^4/_5$.

Tafel IV.

Fig. 1—19. *Cyclops gracilis.*

Fig. 1. Frühe Diakinese. Ovar.
Fig. 2. Frühe Diakinese. Ovar.
Fig. 3. Späte Diakinese. Ovidukt. Drei Doppelfadensegmente.
Fig. 4. Späte Diakinese. Ovidukt. Drei Doppelfadensegmente. Neben dem »primären« Längsspalt (*p*) ist auch der »sekundäre« Längsspalt (*s*) sichtbar.

[1]) Nach einem Referat von R. Fick in Schwalbes Jahresbericht. N. F. 11. 1905.

Fig. 5. Späte Diakinese. Ovidukt. Drei Doppelstäbchen. »Sekundärer« Längsspalt (*s*).

Fig. 6. Späte Diakinese. Ovidukt. Drei Doppelstäbchen. Querkerbe.

Fig. 7. Umordnung zur biserialen Anordnung. Zerfall des Nucleolus. Ovidukt.

Fig. 8. Einstellung der Doppelstäbchen in die biseriale Anordnung. Zerfall des Nucleolus. Ovidukt.

Fig. 9a. Biseriale Anordnung von der Seite. Ovidukt.

Fig. 9b. Biseriale Anordnung von oben. Ovidukt.

Fig. 10. Biseriale Anordnung bzw. Metaphase I von der Seite. (Sekundäres Keimbläschen). Ausgetretenes Ei.

Fig. 11. Beginn der Anaphase I.

Fig. 12. Anaphase I mit beginnender Drehung der Tetraden.

Fig. 13. Beginn der Abschnürung des Rk. I. Drehung der Tetraden.

Fig. 14. Rk. I. abgeschnürt.

Fig. 15. Vorbereitung zur zweiten Reifungsteilung.

Fig. 16. Metaphase II.

Fig. 17. Anaphase II am Anfang.

Fig. 18. Anaphase II am Ende.

Fig. 19. Kopulation der Geschlechtskerne. Im ♀- und ♂-Kern je drei lange Chromosomen.

Fig. 20—23 *Cyclops viridis.*

Fig. 20. Rk. I mit sechs x förmigen Chromosomen.

Fig. 21. Rk. I. Die Tetraden verkürzen und verdicken sich.

Fig. 22. Rk. I. Auseinanderweichen der Spalthälften der Tetraden.

Fig. 23. Rk. I. Die Spalthälften haben sich getrennt. Statt der sechs Tetraden sind nunmehr zwölf quergekerbte einfache Stäbchen vorhanden.

Fig. 24 *Cyclops albidus.*

Fig. 24. Rk. I. mit sieben 8-X förmigen Tetraden.

Fig. 25—26 *Cyclops strenuus* (Winterform).

Fig. 25. Frühe Diakinese. Doppelfadensegmente. Viele Nucleolen.

Fig. 26. Frühe Diakinese. Einseitige Verlagerung des Chromatinknäuels.

Fig. 27—28 *Cyclops viridis.*

Fig. 27—28. Frühe Diakinese. Einseitige Verlagerung des Chromatinknäuels.

Fig. 29—31 *Cyclops albidus.*

Fig. 29. Frühe Diakinese. Doppelstäbchen.

Fig. 30. » » Auflösung der Doppelstäbchen.

Fig. 31. » » Keimbläschenstadium.

Tafel V.

Fig. 32—46 *Cyclops phaleratus.*

Fig. 32. Blindes Ende des Ovars mit »Apikalzelle« (6 + 1 »*h*«). und Kernen des Keimpolsters.

Fig. 33. Ausschnitt aus dem Ovar. Von links nach rechts fortschreitend Entwicklung der Doppelfäden zu Doppelstäbchen. Frühe Diakinese.

Fig. 34. Drei Kerne aus dem mittleren Abschnitt des Ovars. Sechs Doppelstäbchen und das stärker gefärbte Heterochromosom »*h*« sichtbar. Im Plasma beginnt die Dotterbildung. Frühe Diakinese.

Fig. 35. Auflösung der Doppelstäbchen. Ovar. Frühe Diakinese.

Fig. 36. Die Doppelstäbchen werden wieder sichtbar. Ovidukt. Späte Diakinese.

Fig. 37. Sechs Doppelstäbchen (z. T. in heterochroner Entwicklung) und das Heterochromosom (»*h*«). Ovidukt. Späte Diakinese.

Fig. 38. Sechs Doppelstäbchen und das Heterochromosom (»*h*«). »Sekundärer« Längsspalt undeutlich sichtbar. Ovidukt. Späte Diakinese.

Fig. 39. Sechs Doppelstäbchen mit Querkerbe und Heterochromosom (»*h*«). Ovidukt. Späte Diakinese.

Fig. 40. Auflösung des primären Keimbläschens und Einstellung der Doppelstäbchen in die biseriale Anordnung. Ovidukt.

Fig. 41a. Biseriale Anordnung von oben. Sechs Ditetraden und das Heterochromosom (»*h*«). Ausgetretenes Ei.

Fig. 41b. Biseriale Anordnung von der Seite.

Fig. 42a. Anaphase I von der Seite.

Fig. 42b. Anaphase I von oben. In der einen Platte sechs Tetraden. In der andern sechs Tetraden und das Heterochromosom (»*h*«).

Fig. 43. Metaphase II des Eikerns und des Rk I. In einer Platte das nunmehr längsgespaltene Heterochromosom »*h*«.

Fig. 44. Doppelte Anaphase II.

Fig. 45. Doppelte Anaphase II in fortgeschrittenem Stadium. a) Ansicht von oben. Die Platten wurden in der Zeichnung gegeneinander verschoben, um sie alle sichtbar zu machen. In zwei der Platten sind auch die Spalthälften des Heterochromosoms »*h*« zu sehen. b) Ansicht von der Seite.

Fig. 46. Vereinigung der drei Richtungskörper zu einer Richtungskörpermasse.

Fig. 47—53. *Canthocamptus staphylinus.*

Fig. 47. Biseriale Anordnung. Ausgetretenes Ei. a) von oben. Zwölf Ditetraden. b) von der Seite. Plattenbildung.

Fig. 48. Anaphase I. a) von oben. In jeder Platte der doppelten Teilungsfigur befinden sich zwölf Tetraden. b) von der Seite. Doppelte Teilungsfigur.

Fig. 49. Umordnung der Tetraden zur Metaphase II.

Fig. 50. Metaphase II. a) von oben. In jeder Platte zwölf quergekerbte Stäbchen. b) von der Seite. Die Tetraden haben sich um 90° gedreht und in die Äquatorebene mit ihrem sekundären Längsspalt eingestellt.

Fig. 51. Doppelte Anaphase II von der Seite.

Fig. 52. Anaphase II vollendet. Vierfache Teilungsfigur. a) von oben. Vier Platten mit je zwölf Chromosomen. b) von der Seite. — *e* Eikern; p^2 Rk II; p^1 p^1 Teilungsprodukte des Rk I.

Fig. 53. Vereinigung der drei Richtungskörper p^1 p^1 p^2 zu einem einzigen Richtungskörper.

Tafel VI.

Fig. 54—58 *Diaptomus laciniatus.*

Fig. 54. Beginn der späten Diakinese. Ringförmige Chromosomenspuren. Ovidukt.

Fig. 55. Späte Diakinese. Ringe. Ovidukt.

Fig. 56. Späte Diakinese. Viergeteilte Ringe. Ovidukt.

Fig. 57. Auflösung des primären Keimbläschens und Neubildung des »sekundären« Keimbläschens. Es ist nur ein Teil des Kerns gezeichnet.

Fig. 58. Biseriale Anordnung. Ovidukt. a) von der Seite. b) von oben. 16 Ditetraden.

Fig. 59—68 *Diaptomus salinus.*

Fig. 59. Frühdiakinetischer Kern mit fedrigen Chromosomenspuren. Ovar.

Fig. 60. Keimbläschen mit Chromosomenspuren. Ovidukt.

Fig. 61. Beginn der späten Diakinese. Ovidukt.

Fig. 62. Späte Diakinese mit Doppelfadensegmenten.

Fig. 63. Ringe und Doppelstäbchen. Späte Diakinese.

Fig. 64. Doppelstäbchen. An einigen der »sekundäre« Längsspalt *l* sichtbar.

Fig. 65. Doppelstäbchen.

Fig. 66. Auflösung des primären Keimbläschens. Ditetraden.

Fig. 67. Aufstieg des sekundären Keimbläschens zur Eioberfläche. Sekundäre Dotterbildung. Ovidukt.

Fig. 68. Biseriale Anordnung. Ovidukt. a) von der Seite. b) von oben. 17 Ditetraden.

Tafel VII.

Fig. 69—90 *Diaptomus castor.*

Fig. 69. Ausschnitt aus einem Ovarium. Von links nach rechts Präsynapsis bis eigentliche Synapsis.

Fig. 70. Ausschnitt aus einem Ovarium. Von links nach rechts eigentliche Synapsis.

Fig. 71, 72, 73. Einzelne synaptische Kerne. Späteres Stadium als Fig. 70.

Fig. 74. Postsynaptischer Kern.

Fig. 75. Ausschnitt aus einem Ovarium. Von links nach rechts Umwandlung der Doppelfadensegmente in Doppelstäbchen- bis tetradenähnliche Figuren. Frühe Diakinese.

Fig. 76. Frühe Diakinese. Doppelstäbchen.

Fig. 77. Frühe Diakinese. Ringe.

Fig. 78. Frühdiakinetischer Kern mit Doppelstäbchen und Heterochromosom »*h*«. Ovar.

Fig. 79. Verschiedene Formen des Heterochromosoms.

Fig. 80. Regressive Metamorphose des Heterochromosoms »*h*«. Frühe Diakinese.

Fig. 81. Regressive Metamorphose des Heterochromosoms »*h*«. Frühe Diakinese. a) Heterochromosom ringförmig. b) Heterochromosom eine Achterfigur bildend. c) Heterochromosom von der Seite.

Fig. 82. Auflösung der frühdiakinetischen Chromosomen. Ovar.

Fig. 83. Keimbläschenstadium mit Chromosomenspuren. Ovidukt.

Fig. 84. Beginn der späten Diakinese. Vacuole im Kern.

Fig. 85. Späte Diakinese. Ringförmige Chromosomen. Heterochromosom »*h*«. Vacuole im Kern.

Fig. 86. Verschiedene Formen des Heterochromosoms.

Fig. 87. Auflösung des primären Keimbläschens und Neubildung des »sekundären« Keimbläschens um die biseriale Anordnung. Ovidukt.

Fig. 88. Einstellung der Ditetraden und des ringförmigen Heterochromosoms in die biseriale Anordnung.

Fig. 89. Biseriale Anordnung. 14 Ditetraden und ein Heterochromosom. Ovidukt. a) von der Seite. b) von oben.

Fig. 90. Biseriale Anordnung (der Fig. 88 entsprechendes Stadium). Das Heterochromosom bildet einen typischen Ring.

Tafel VIII.

Fig. 91—101. *Diaptomus castor.*

Fig. 91. Biseriale Anordnung (sekundäres Keimbläschen). Ausgetretenes Ei.

Fig. 92 und 93. Anaphase I von der Seite.

Fig. 94. Anaphase I von oben. Fortgeschrittenes Stadium. Im Eikern und im Rk I je 17 Tetraden.

Fig. 95. Rk I abgeschnürt. Im Eikern 17 Tetraden.

Fig. 96. Metaphase II von der Seite. Im Rk I 17 Tetraden.

Fig. 97—101. Verschiedene Stadien der Anaphase II — Telophase II.

Fig. 102—109 *Heterocope saliens.*

Fig. 102. Ovarausschnitt. Von links nach rechts die allmähliche Veränderung der Doppelfadensegmente. Frühe Diakinese.

Fig. 103. Chromosomenspuren. Frühe Diakinese. Ovar und Ovidukt.

Fig. 104. Bildung der Ringe. Späte Diakinese. Ovidukt.

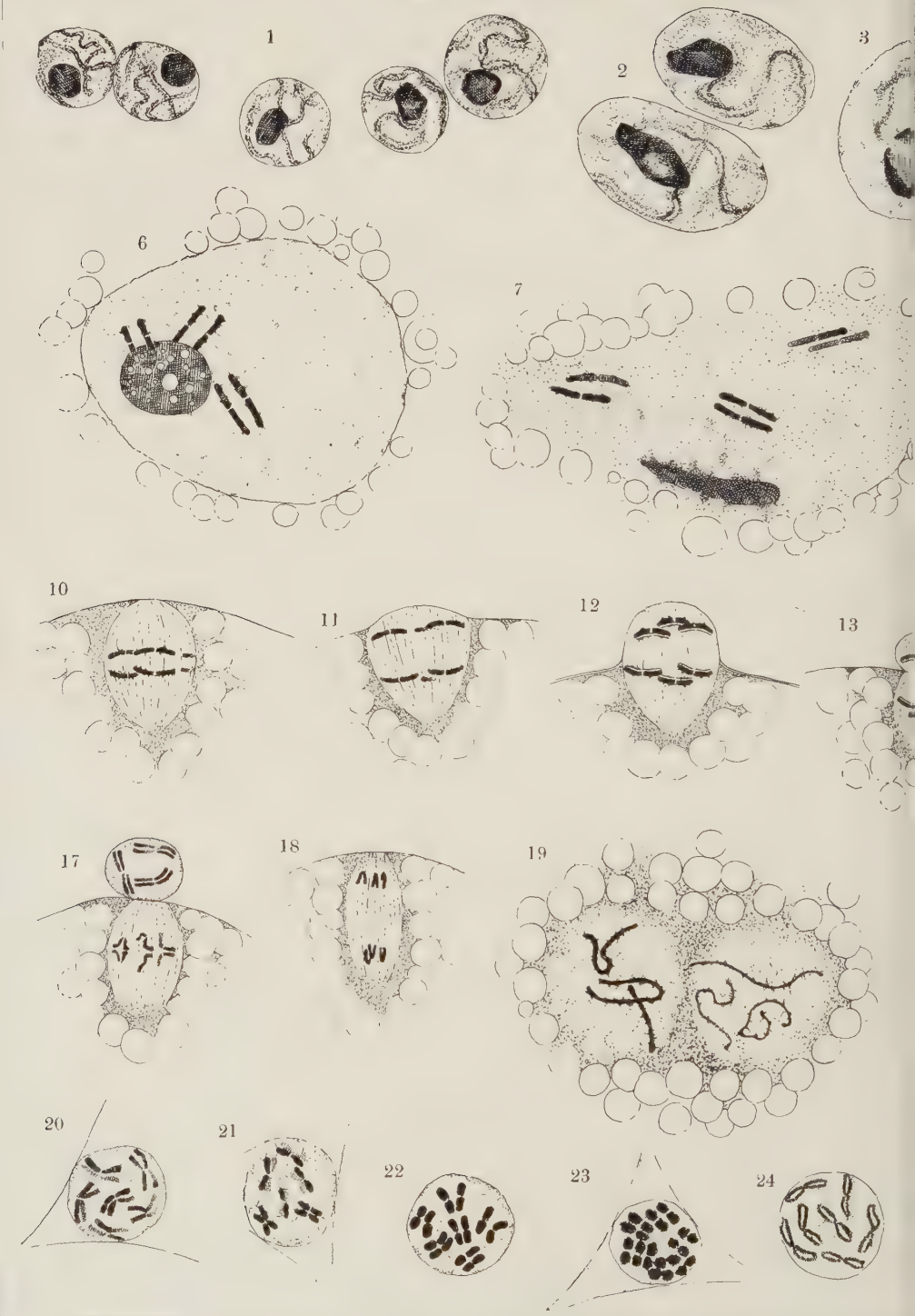
Fig. 105. Langgezogene Ringe. Späte Diakinese. Ovidukt.

Fig. 106. Verengung der Ringe. » » »

Fig. 107 u. 108. Umwandlung der geschlossenen Ringe in viergekerbte Ringe.

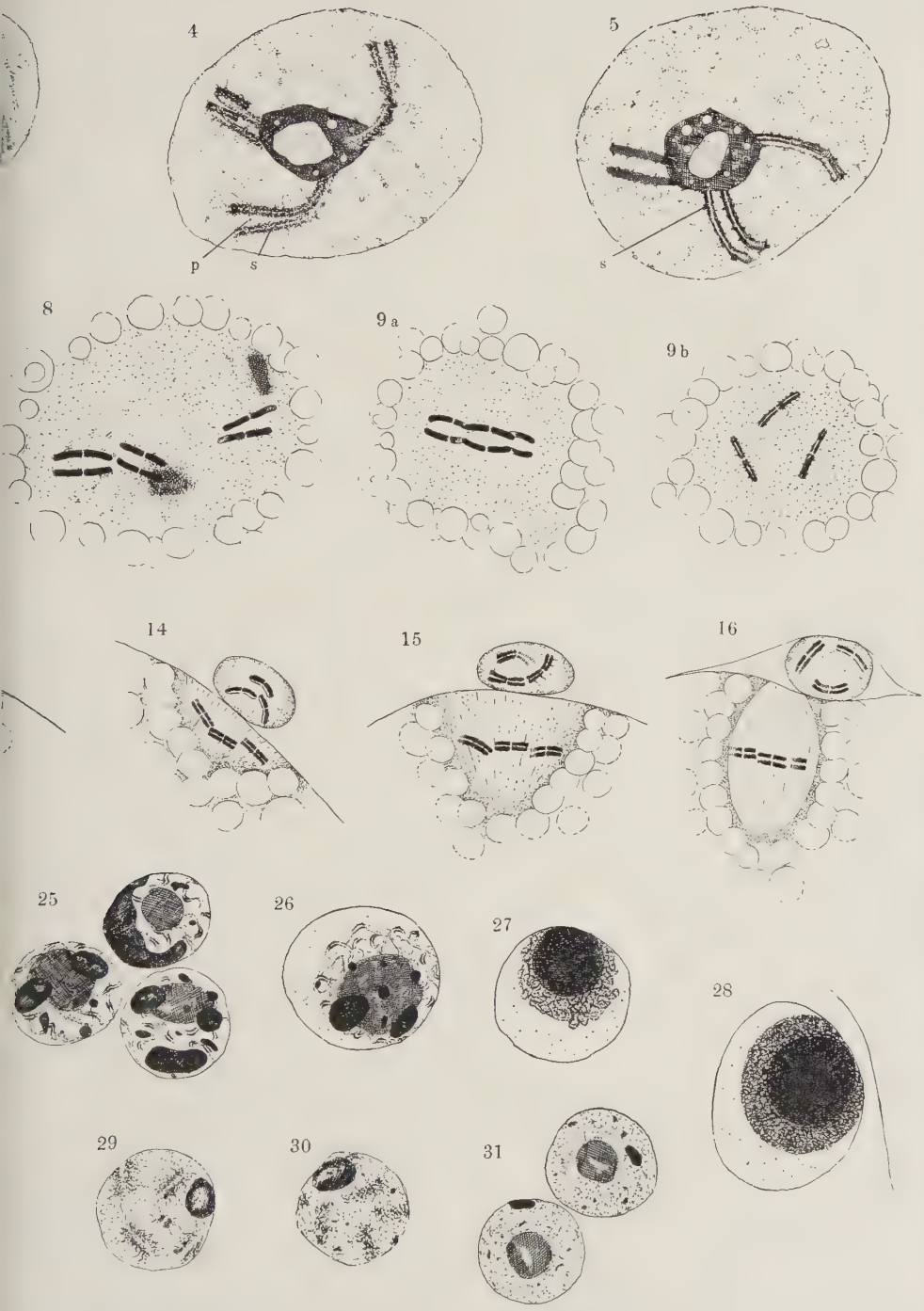
Fig. 109. Einstellung der viergeteilten Ringe in die biseriale Anordnung.

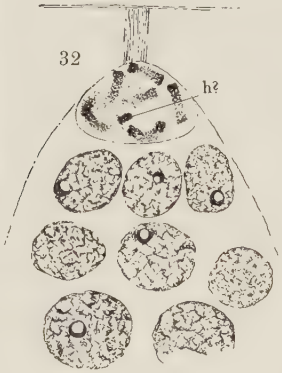
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

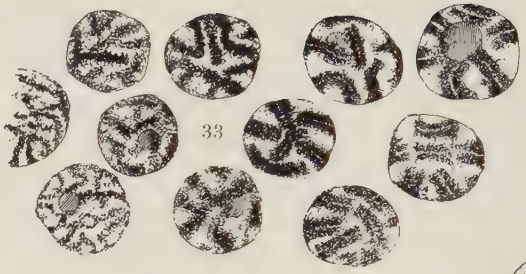


Matschek gez.

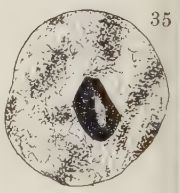
Verlag von Wilhe

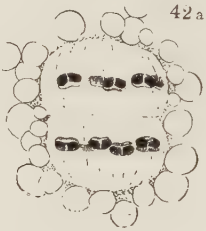

4
p
s
5
s
8
9a
9b
14
15
16
25
26
27
28
29
30
31


32
h?

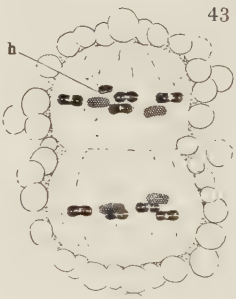

33

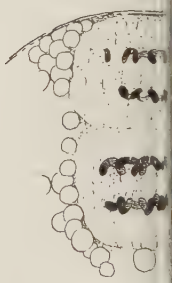
34
h


35

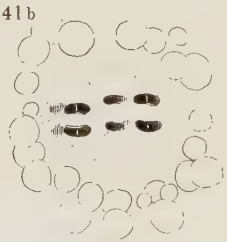

42a

41a
h

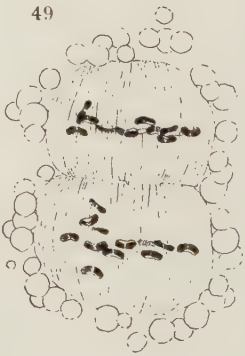

43
h

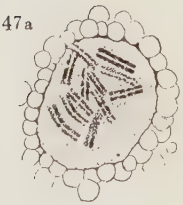


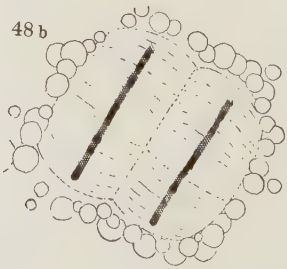
42b
h


41b

48a


49

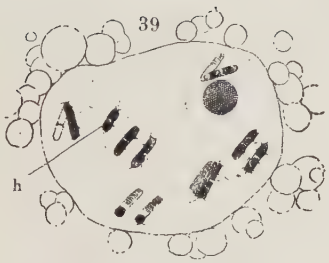

47a


48b

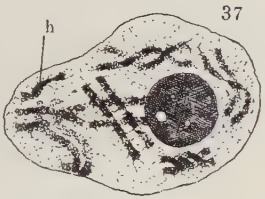
47b

h
h

38
h

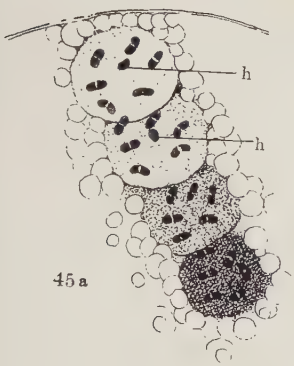

39
h

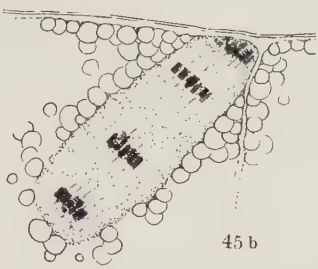
36
l
l

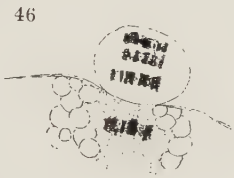

h
37

40
h

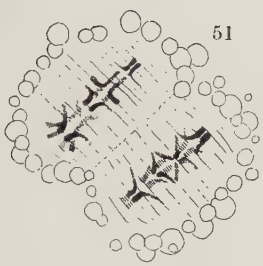
44

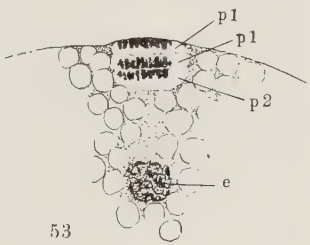

h
h
45a

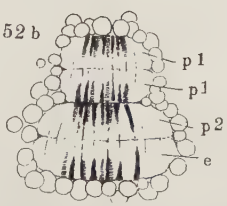

45b

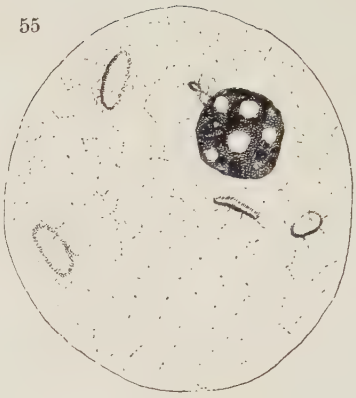

46

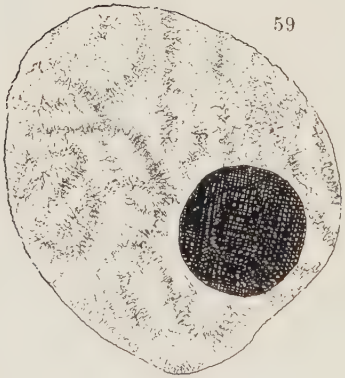
52a

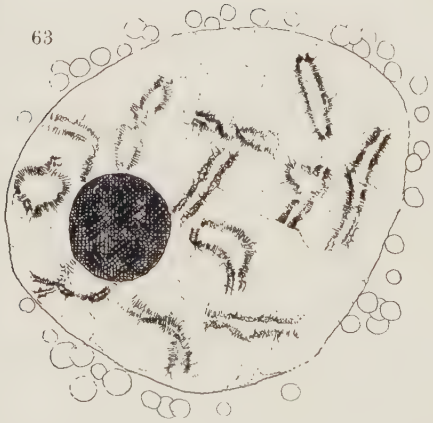

51

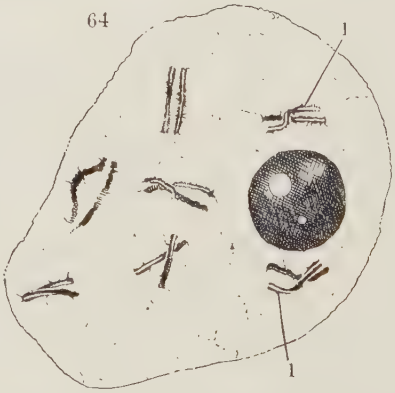

p1
p1
p2
e
53


52b
p1
p1
p2
e



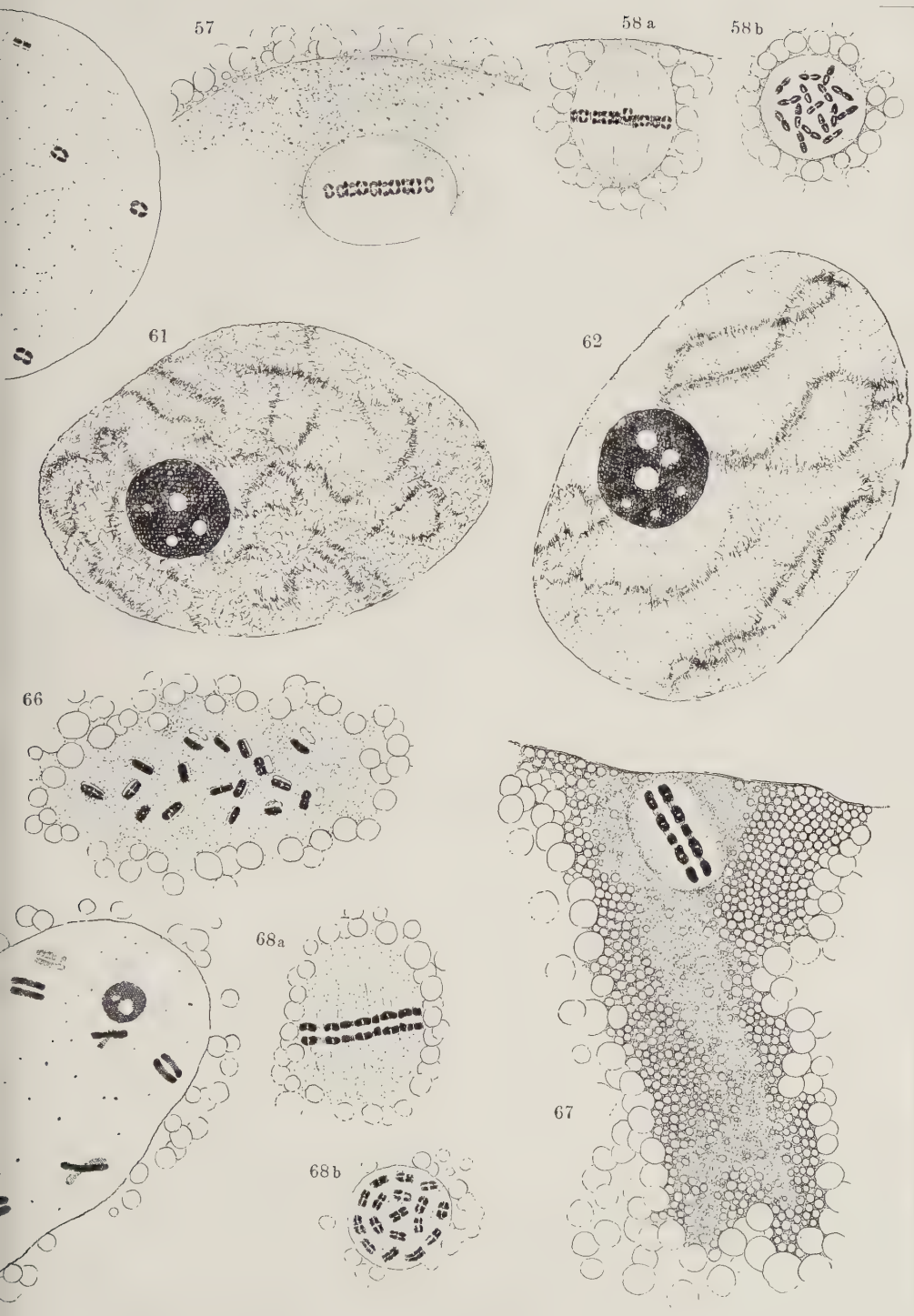




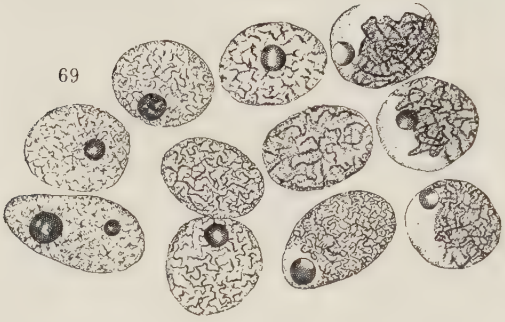


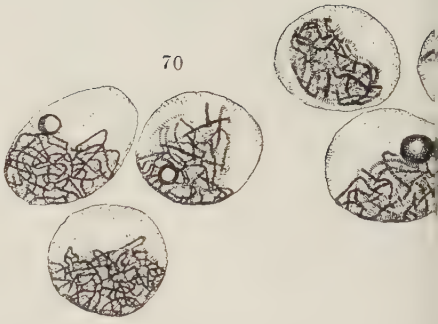
Matscheck gez.

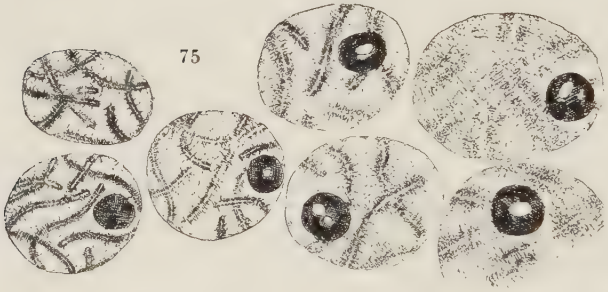
Verlag von Wilhe

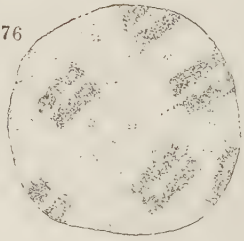


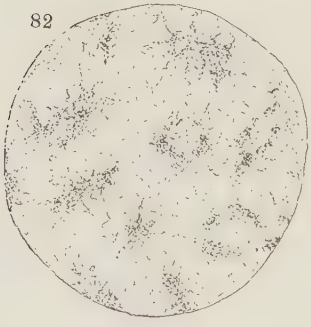
lmann in Leipzig.

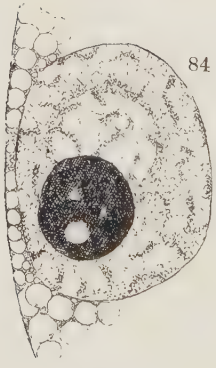


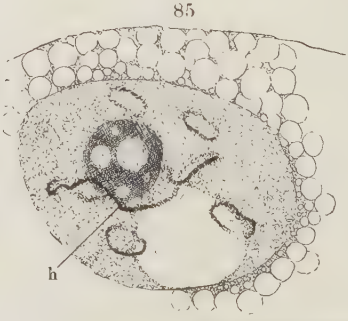




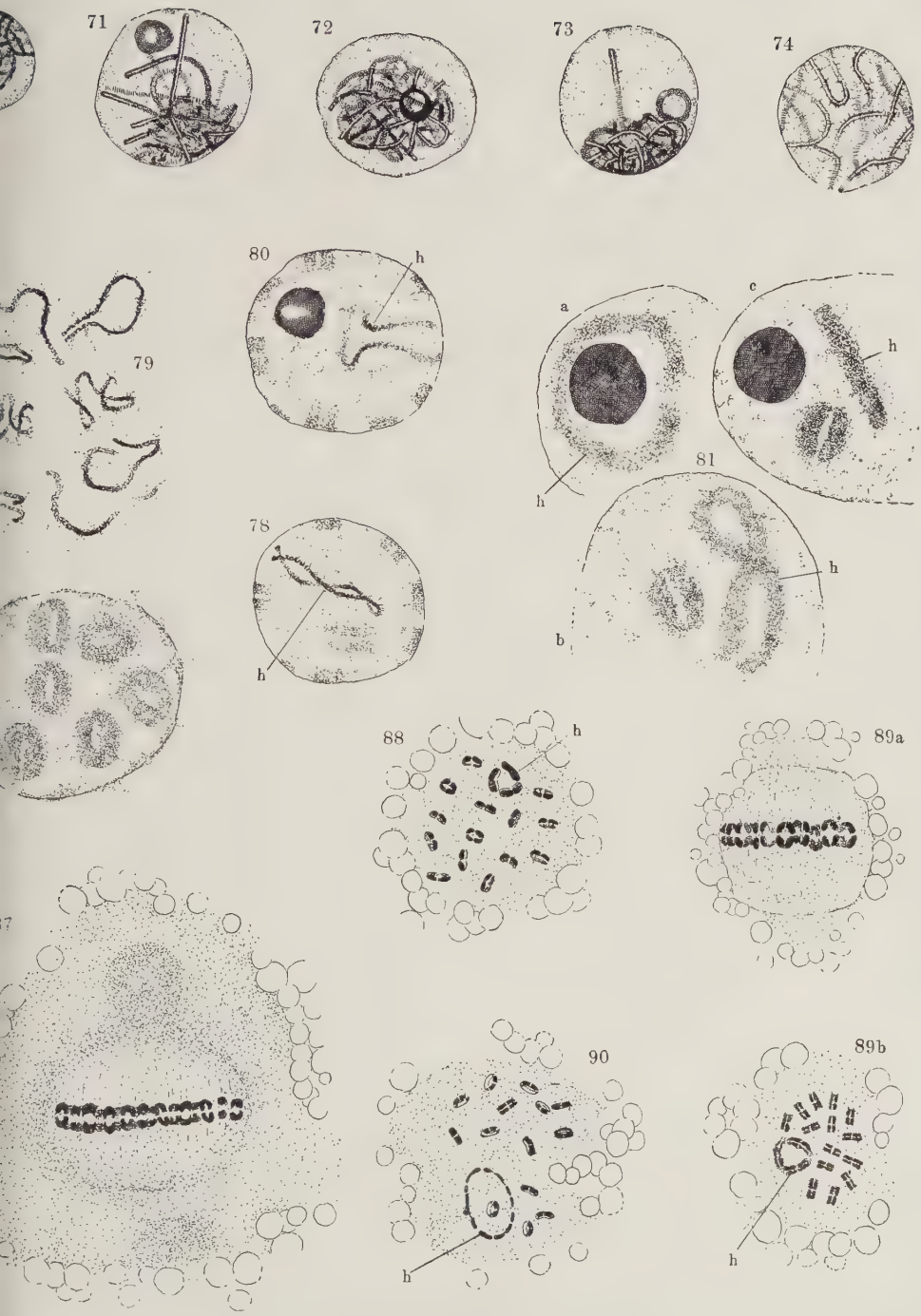


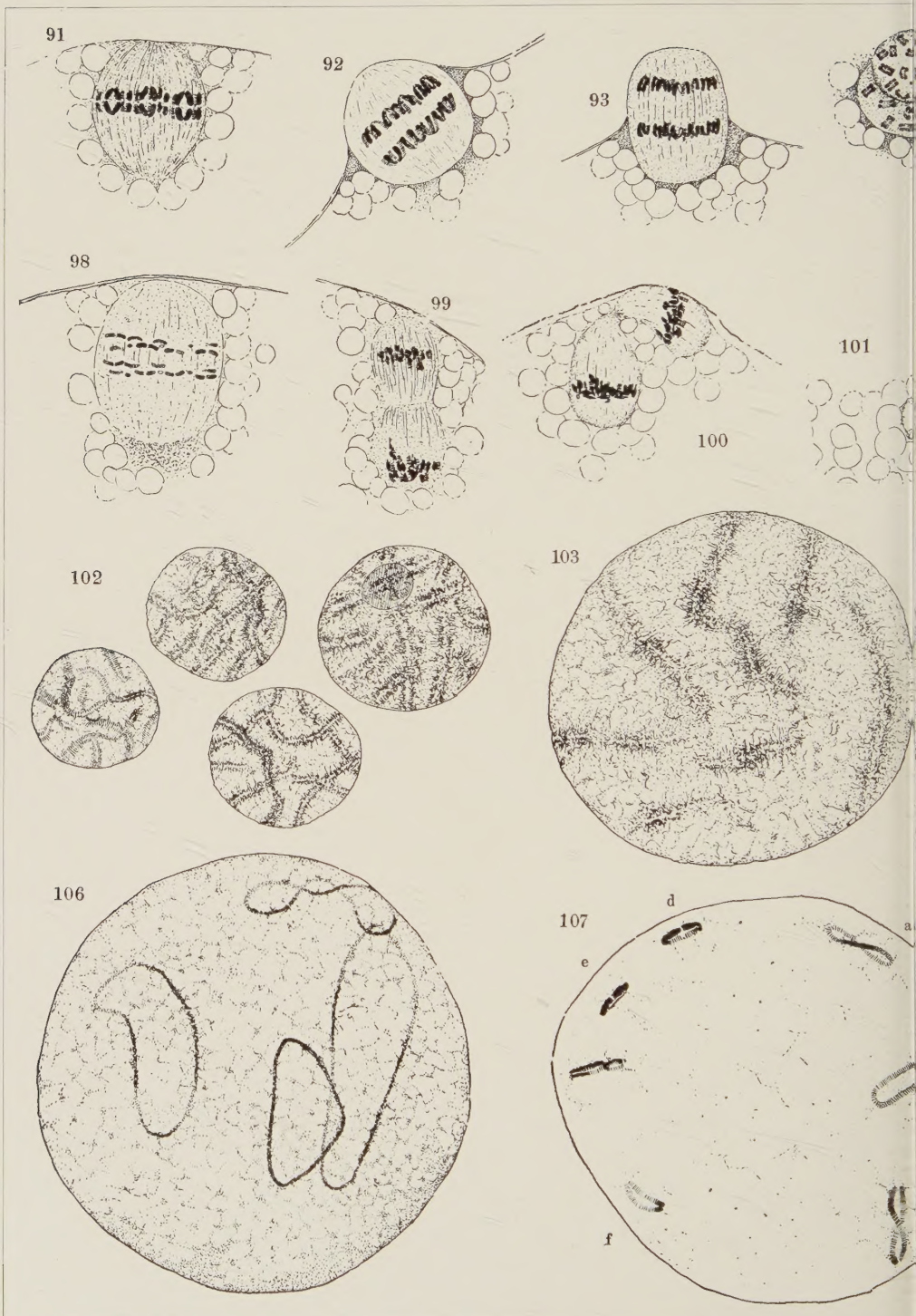




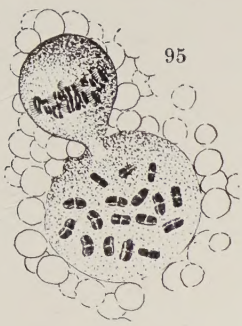


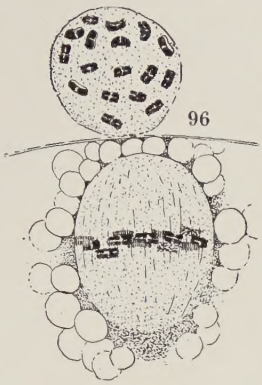
Matscheck gez.

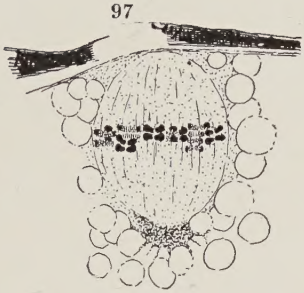

71
72
73
74
80
h
79
a
c
h
h
81
78
h
h
b
88
h
89a
90
89b
h
h

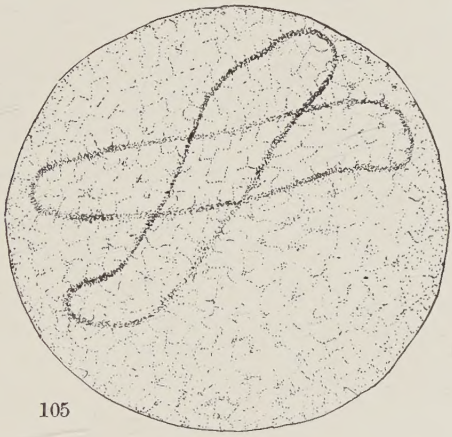


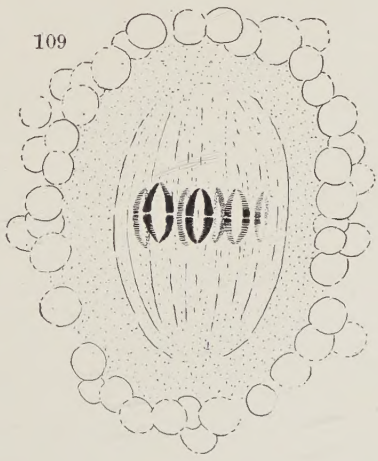
Matscheck gez.











b